

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Zoologie

Studijní obor: Entomologie



Bc. Petr Homolka

Vývoj vojenského chování a jeho polyetismus u termitů
Ontogeny of soldier behaviour and its polyethism in termites

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: Mgr. Jan Šobotník, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13.8.2015

Podpis

Poděkování:

V první řadě musím poděkovat svému školiteli, Janu Šobotníkovi. Bez něj bych nikdy neměl možnost studovat tak zajímavou skupinu hmyzu, jakou termiti bezesporu jsou. Ohromný dík patří také Jirkovi Hadravovi za pomoc se statistickými metodami. Další jméno které nejde nezmínit je Kamil Pikal za kritické čtení textu ze slohové stránky a Dr. Jan Křeček za kontrolu odborné stránky za dobu nepřítomnosti mého školitele v ČR. Samozřejmě musím zmínit rodiče za jejich neutuchající podporu i přes mé výstřelky v průběhu studia.

Obsah

Abstrakt.....	3
Abstract.....	4
1 Úvod.....	5
2 Literární přehled	7
2.1 Ekologický význam.....	7
2.2 Systematika a fylogeneze.....	8
2.3 Fosilní záznam.....	11
2.4 Rozšíření termitů.....	12
2.5 Terminologie, kasty.....	12
2.6 Typy vývoje.....	14
2.7 Potrava a hnízdní strategie.....	16
2.8 Kasta vojáka.....	18
2.9 Nepřátelé termitů.....	18
2.10 Rozpoznávání jedinců.....	20
2.11 Poplašné chování.....	21
2.12 Agonistické chování.....	22
2.13 Role dělníka v obraně.....	23
2.14 Mechanické a morfologické adaptace vojáků.....	25
2.15 Chemická obrana.....	29
2.16 Obranné strategie a podíl vojáků v kolonii.....	32
2.17 Polyetismus a zvláštnosti v chování.....	33
2.18 „Osobnost“.....	35
3 Materiál a metodika.....	37
3.1 O rodu <i>Prorhinotermes</i>	37
3.2 Chov termitů.....	39
3.3 Získávání pokusných zvířat.....	39
3.4 Příprava pokusu.....	40
3.5 Vlastní pokus.....	43
3.6 Analýza dat.....	44
4 Výsledky.....	45

5	Diskuze.....	51
5.1	Mapování vývoje.....	51
5.2	„Bod zlomu“.....	52
5.3	Porovnání chování mezi dospělými vojáky a pokusnými.....	53
5.4	Polyetismus/individualita.....	53
5.5	Další směřování.....	55
6	Seznam literatury.....	56
7	Přílohy.....	77

Abstrakt:

Přítomnost kasty vojáka je důležitou synampomorfii skupiny termitů. Uzpůsobení této kasty k obraně je více než zřejmé a některé morfologické, ale i behaviorální adaptace mohou být značně efektivní.

Polyetismus je u termitů prostudován zejména u dělníků. Pokud se vyskytly práce, zabývající se polyetismem u vojáků, týkaly se druhů s vojáky více morf. Morfologická odlišnost je samozřejmě velice pádným podnětem k rozdělení rolí.

Cílem této práce ale bylo, podívat se na to, zda-li se polyetismus může vyskytovat i u druhu termita s monomorfickými vojáky – *Prorhinotermes simplex*. S ním jsem prováděl behaviorální experimenty v uzavřených arénách, nahrávané ve specifické dny. Z dat je patrné, že rozdíly mezi jedinci tu jsou a touto tematikou by bylo vhodné se nadále zabývat. Práce přináší nový pohled na obranné chování termitů a naznačuje, že i druhy bez polymorfních vojáků mohou mít vojáky s různou „náplní služby“.

Krom jiného se mi také podařilo zmapovat vývoj chování vojáků v prvních dvou týdnech od svlékání ze stádia předvojáka.

Klíčová slova:

Termiti, polyetismus, vojáci, ontogeneze, obranné chování

Abstract:

The presence of soldier caste is an important synapomorphy of group Isoptera.

The adaptation of this caste to defense tasks is more than obvious and some of their morphological or even behavioral adaptations can be quite impressive.

The polyethism in termites is relatively well known rather inbetween worker caste. If there are such a studies pointing at polyethism in soldiers, they are connected with soldier polymorphism. The morphological differences are of course important stimulus to role separation.

The goal of this thesis was to examine the polyethism in the species of the termite with monomorphic soldiers – *Prorhinotermes simplex*. I did behavioral experiments with it in enclosed arenas, recorded on specific days.

The data shows, that there are differences inbetween individuals and it would be beneficial to invest further time to subsequent studies. The thesis bring out new point of view to defensive behaviour of termites and suggests, that even termite species without polymorphic species may have soldiers with different tasks.

Besides I managed to map ontogeny of soldier behaviour in the first two weeks after moulting from presoldier instar.

Key words:

Isoptera, polyethism, soldiers, ontogeny, defensive behaviour

1. Úvod

Sociální způsob života je jednou z nejvýraznějších evolučních novinek v rámci třídy hmyzu. U mnoha jejích zástupců se projevují různé stupně sociálního chování, nicméně sociabilita se vedle termitů objevuje jen v rámci blanokřídlých (Hymenoptera), mšic (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphidoidea), třásnokřídlých (Thysanoptera) a brouků (Coleoptera). Eusociální společenstva jsou definována reprodukční dělbou práce, překryvem generací a kooperativní péčí o potomstvo (Wilson a Hölldobler, 2005).

I přes to, že eusociální skupiny hmyzu tvoří necelé jedno procento všech hmyzích druhů, jejich ekologický význam napříč suchozemskými ekosystémy je zásadní. Eusociální skupiny hmyzu hrají významnou roli při opylování, predaci, případně rozkladu jakékoliv biomasy. Za nejdominantnější skupiny sociálního hmyzu můžeme považovat mravence a termity. Obě tyto skupiny jsou v entomofauně tropů vysloveně dominantní (Hölldobler a Wilson, 1990; Wilson, 1992).

Termity (Isoptera; *de facto* Blattodea: Termitoidea) jsou bezesporu nejstarší eusociální skupinou vůbec (Ware et al., 2010) a se společenským blanokřídlým hmyzem mají pramálo společného.

Narozdíl od blanokřídlého hmyzu jsou v kolonii po celou dobu přítomni pohlavní jedinci obou pohlaví. U některých druhů termitů jsou královny fyzogastrické a mohou produkovat značné množství vajíček – až desítky tisíc denně (Darlington, 1982). Ostatní členové kolonie jsou z rozmnožování vyloučeni (někteří nevratně, ovšem v některých případech to není nezbytně nutné) a jejich hlavní rolí je zajistit pohlavním jedincům výjimečné životní podmínky. Proto jsou tyto kasty označovány za pomocníky (helpers angl.). Pomocníky v pravém slova smyslu jsou dělníci, kteří ostatní krmí, ošetřují a doopravdy „pracují“. Na druhou stranu vojáci pomáhají zprostředkovaně tím, že brání kolonii, její obyvatele a zdroje před predátory a konkurenty. Na úkor vlastní reprodukce a vlastního potomstva získají nepřímé výhody (indirect benefits, angl.) podle příbuzenské selekce (kin selection, angl.). Dočasně či nevratně sterilní obyvatelé termitích kolonií jsou larvy (nejmladší bezkřídlá závislá stádia), nymfy (brachypterní stádia předcházející imagu), praví či nepraví dělníci, předvojáci (presoldiers, angl.) a vojáci. Přítomnost vojáků je velice signifikantním projevem míry eusociality termitů. Je

nepochybné, že vojáci vznikli pouze jednou. Sloužili jako první altruistická kasta i u předků dnešních termitů (Roisin, 2000). V naprosté většině případů jsou vojáci vyloučení z rozmnožování (až na čeleď Archotermopsidae, Johnson et al. 2011). Vojáky disponují i další eusociální zástupci hmyzu, jmenovitě dva rody třásnokřídých a dvě čeledi mšic, které také disponují specializovanou obrannou morfolou vojáka s omezenou reprodukční schopností a obrannou funkcí.

Polyetismus je definovaný jako různé chování příslušníků jednoho druhu. Jako příklad se dají uvést různé přístupy cvrčků k páření (Hack 1998). Ovšem nejzřetelnější je polyetismus právě u eusociálních skupin hmyzu. V jejich případě se pak mezi členy kolonie jedná o jakousi „dělbou práce“. Ta je podmíněna tím, že u eusociálních skupin hmyzu je vysoce pravděpodobné, že členové kast pomocníků (angl. helpers) plní různorodé, poměrně specifické úkoly. Nejčastějším případem je polyetismus podle stáří jedince – ten se vyskytuje u všech eusociálních skupin hmyzu. Je založený na tom, že každá věková skupina pomocníků se věnuje nějaké specifické aktivitě. Dále je mnoho případů polyetismu umocněno polymorfismem. Tento případ už se vyskytuje pouze u některých mravenců a poté u nemalé části skupiny termitů (Robinson, 1992)

Vývoji vojáků u termitů není věnováno mnoho prací. Proto jsem svou diplomovou práci věnoval tomuto tématu – a to z behaviorálního úhlu pohledu. To bylo naznačeno i v bakalářské práci, na kterou tato práce myšlenkově navazuje. Za zásadní otázky a cíle považuji:

- 1) Zmapování chování vojáků v prvních několika dnech po svlékání.
- 2) Komparace chování mladých a dospělých vojáků.
- 3) Zjistit, zda existuje v chování vojáků druhu *Prorhinotermes simplex* nějaká forma polyetismu i přesto, že má jen jednu morfu vojáků.
- 4) Zjistit, zda lze u vojáků definovat věk, kdy dochází k nějakému zásadnímu obratu ve vývoji.

2. Literární přehled:

2.1 Ekologický význam termitů

Společenský hmyz je ekologicky nesmírně úspěšný. Nejenom podle schopností kolonizace, ale i z hlediska ekologické dominance (Wilson, 1992). Prostřednictvím opylovačů – zejména včel – má dopad i na lidská společenství (dalším dopadem jsou samozřejmě škůdci z řad sociálního hmyzu). Zásadních ekologických a evolučních úspěchů termity dosahují v tropech, dále v subtropích, ale jejich vliv sahá až do oblastí mírných pásem. Úspěšnost sociálního hmyzu se dá dokázat v případě Amazonie. Zhruba jednu třetinu tamní biomasy tvoří mravenci a termity s počty milionů kusů na hektar (Hölldobler a Wilson, 1990). Na rozdíl od mravenců, kterým se podařilo obsadit takřka celou Zemi, jsou termity vázány jen na teplejší oblasti, limit jejich rozšíření téměř přesně kopíruje desetistupňovou roční izotermu.

Termity se živí rostlinami, nebo tím, co z rostlin zbylo. Jejich potrava se skládá jak z živých, tak i odumřelých rostlinných pletiv (dřeviny, byliny, mikroepifyty, listový opad), navíc jsou schopni zpracovat i zbytky organických látek v půdě (Donovan et al., 2001). Právě potravní využívání půdy termity posouvá do zásadní role při recyklaci živin, obohacování a pohybu půdy. Mimo jiné také půdu provzdušňují a brání její erozi (Eggleton, 2011). Termity se dokonce významně podílejí na koloběhu uhlíku. Krom dalších produktů termití metabolismus produkuje metan (2 % globální roční produkce) a oxid uhličitý (15 % globální roční produkce) (Bignell et al., 1997). Ne nadarmo jsou označováni za „ekosystémové inženýry“ (Jouquet et al., 2006). Pravděpodobně jsou dokonce zodpovědní za zastavení tvorby uhlí (Engel et al., 2009). Opuštěná termitiště mohou sloužit jako úkryt pro celou řadu živočichů.

Nechvalně známými jsou termity pro své schopnosti škodit. Mohou poškodit jak budovy (Su a Scheffrahn 2000), tak i zemědělské plodiny (Rouland-Lefevre 2011, Evans et al. 2011, 2013). To je ovšem poměrně zjednodušený pohled! Z cca 3000 druhů termitů jich způsobuje škody ne více než 10 % (viz. Tab 9 v Krishna et al. 2013). Ekonomické škody bývají velmi zásadní.

2.2 Systematika, fylogeneze

U pohlavních jedinců je podobnost termitů se šváby dosledovatelná, proto je s podivem že k definitivnímu zařazení termitů mezi šváby jako jejich vnitřní skupiny došlo až v roce 2007 (Inward et al., 2007a); v současnosti jsou termiti považováni za jednu z nadčeledí švábů (Lo et al., 2007). Přesné vztahy mezi taxonomickými skupinami termitů ale stále nejsou dořešeny, stejně je tomu i u vztahů uvnitř těchto skupin. Může to být způsobeno i vysokým stupněm konvergence, způsobené jejich kryptickým a specializovaným způsobem života (Donovan et al., 2000).

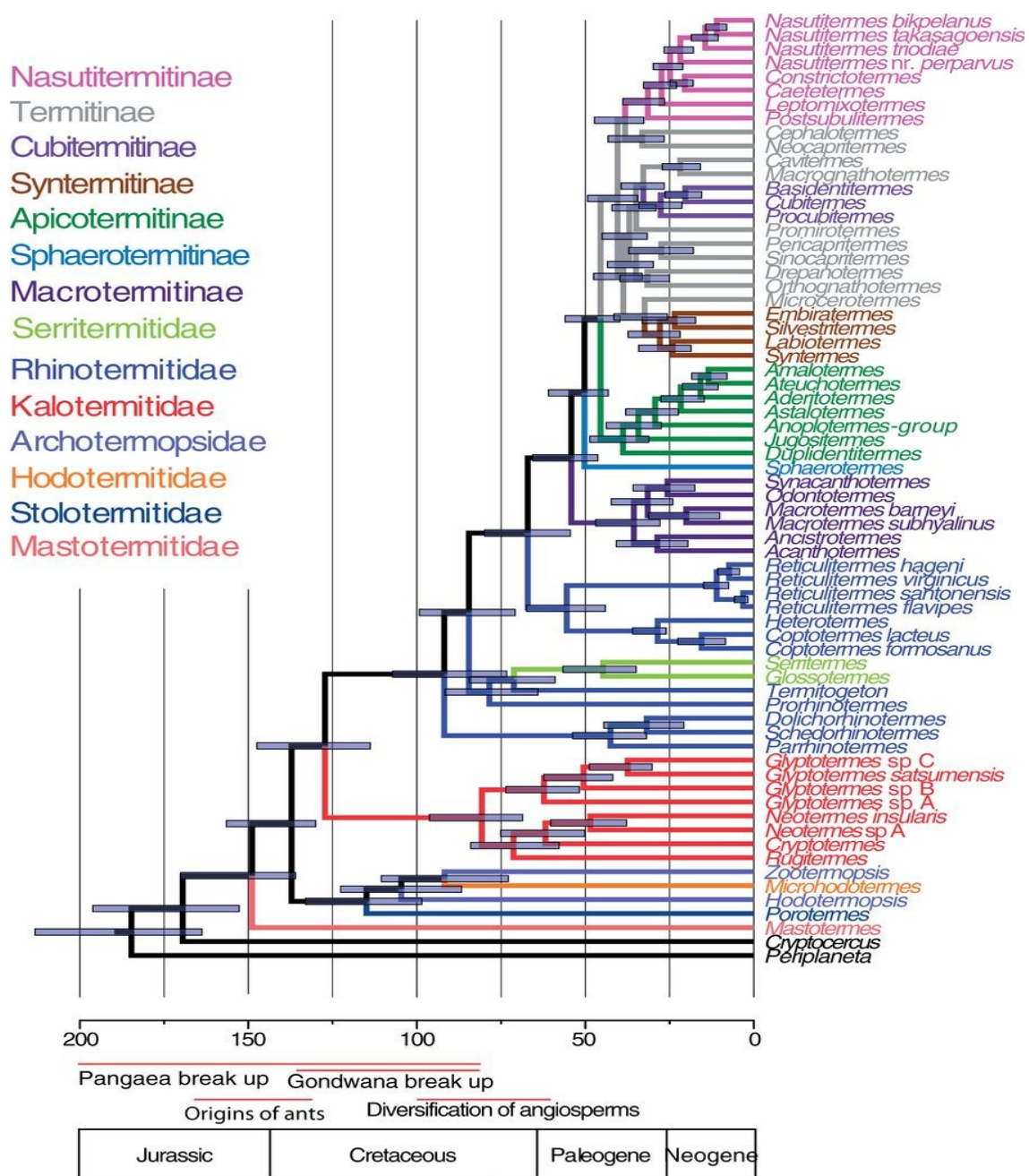
Dnešní doba molekulární systematiky samozřejmě vdechla nový život do výzkumu systematiky termitů. Tématikou se zabývá mnoho prací, zkoumajících vztahy mezi termity, často ve spojení s morfologií nebo naopak bez ní (např. Inward et al., 2007b; Legendre et al., 2008; Ware et al., 2010). I díky novým metodám se rozšiřuje povědomí o systematice a celá problematika se dá zkoumat do mnohem větší hloubky (Krishna et al., 2013).

Poslední velká revize systému termitů proběhla v Engelově práci z roku 2009. Rod švábů *Cryptocercus* je v analýze definitivně uváděn jako žijící sesterská skupina všech termitů. Čeleď Mastotermitidae je potom počítána jako skupina sesterská ostatním termitům („Euisoptera“). *Mastotermes darwiniensis* je jediný recentní zástupce této čeledi, která měla kdysi celosvětové rozšíření.

Dále byly na základě analýzy navrženy některé nové čeledi. Do čeledi „Cratomastotermitidae“ byly zahrnuty nejpůvodnější fosilní druhy. „Archotermopsidae“ vznikla odštěpením z původní čeledi Termopsidae, ta se rozpadla a zůstal jí jediný zástupce - fosilní rod *Termopsis*. Do čeledi „Stolotermitidae“ jsou řazeny reliktní druhy bývalé Gondwany z rodů *Stolotermes* a *Porotermes*. Další z čeledí, Kalotermitidae, je kosmopolitní. Tato čeleď je sesterská veliké skupině pojmenované „Neoisoptera“, vyznačující se přítomností frontální žlázy. Skupina „Neoisoptera“ sdružuje čeledi Stylotermitidae, Rhinotermitidae (kosmopolitní, 13 žijících rodů, 380 druhů, z nichž všechny jsou dřevožravé), Serritermitidae (pouze 3 neotropické druhy rodů *Serritermes* a *Glossotermes*), a konečně nejodvozenější a nejdiverzifikovanější čeleď termitů, Termitidae, jež zahrnuje přibližně 80 % recentních druhů termitů a má řadu podčeledí. Studium rodu *Cryptocercus* je důležité zejména kvůli objasnění původu adaptací

u termitů. S primitivními termity sdílí tyto charakteristiky: život v tunelech ve dřevě a výhradně xylofágní způsob obživy (Grandcolas a Deleporte, 1996). Dalším společným rysem může být přítomnost symbiotických střevních protist, která se musí po každém svlečení obnovovat. Stejně jako u termitů i u rodu *Cryptocercus* dochází k nekrofágii za účelem recyklace živin. Švábi ale nepoživatelné mrtvé „pohřbí“ v nevyužitých úsecích chodeb (Bell et al., 2007). *Cryptocercus* tvoří malé monogamní „rodiny“ s biparentální péčí. Jeden pár poté sdílí svojí soustavu chodbiček s celou generací potomstva (zhruba 20 jedinců). S čeledí Mastotermitidae má společné některé vlastnosti, např. morfologii samičího reprodukčního systému. Dále sdílí způsob uchovávání endosymbiotických bakterií v tukovém tělese, k tomu slouží specializované buňky – mycetocyty. Tento způsob symbiózy je běžný u švábů, ale u termitů se jedná o naprosté unikum (Nalepa a Lenz, 2000; Thorne a Carpenter, 1992). Šváby rodu *Cryptocercus* můžeme nalézt v Severní Americe a Východní Asii (Zrzavý, 1998). Toto rozšíření je pravděpodobně umožněno existencí raně čtvrtohorních a/nebo pozdně třetihorních pevninských mostů mezi Asií a Severní Amerikou (Bell et al., 2007).

Směřování evoluce termitů a jejich evoluční trendy se dají shrnout takto: velikost kolonie, která se u bazálních termitů pohybuje od pouhých desítek jedinců (např. *Archotermopsis*; Imms, 1920) roste přes odvozenější taxony (*Prorhinotermes*, *Marginitermes*) s koloniemi o stovkách až tisíci jedinců až po ohromná, statisícová společenstva (Termitidae). *Mastotermes*, ačkoliv je morfologicky nejprimitivnější termit (na němž je zároveň nejvíce patrná podobnost se šváby), vykazuje překvapivě mnoho odvozených znaků, mimo jiné i početné kolonie. U čeledi Termitidae jsou kolonie obvykle velmi početné a pohybují se až ve stovkách tisíc či milionech jedinců v dospělé kolonii. Stejně tak se s rostoucí odvozeností termitích taxonů zvyšuje také komplexita konstrukce hnízda, od jednoduchých tunelů až po složité struktury s propracovanou klimatizací. Liší se také ontogenetický potenciál jednotlivců nebo anatomie jednotlivých kast (Grimaldi a Engel, 2005). Na závěr kapitoly nelze nezmínit letos publikovanou velice komplexní práci T. Bourguignona a kolektivu, která na základě analýzy mitochondriálních genomů vnáší nové světlo nejenom do systematiky, ale i do biogeografie termitů (Bourguignon et al., 2015).



Obr.1 Systém termitů podle Bourguignon et al., 2015, převzato z Bourguignon et al., 2015

2.3 Fosilní záznam

Nejstarší fosilní záznam termitů pochází ze spodní křídly s odhadovaným stářím 137 miliónů let (*Meiatermes*; Delclos a Martinell, 1995). Nicméně ichnofosilie hnízd jakéhosi sociálního hmyzu (pravděpodobně termitů) pocházejí již z přelomu triasu a jury z jižní Afriky (Bordy et al., 2009).

Překvapivé je, že fosilní záznam čeledi Mastotermitidae, považované za bazální linii termitů, je znám až z pozdního oligocénu. Nejstarší fosilie hnízda termitů z pozdní křídly je připisována čeledi Kalotermitidae (Rohr et al., 1986). Vznik včel můžeme zcela jistě ustanovit až v druhé polovině křídového období (Engel, 2001), mravenci vznikli zhruba před 120 miliony let (Grimaldi a Engel, 2005). Čeleď Termitidae je relativně mladá skupina. Nejstarší fosilní nálezy jsou eocénního stáří. Nejstarší fosilie termita s „nosem“ (*nasut*) pak pocházejí z miocénního jantaru.

K diverzifikaci Termitidae došlo v oligocénu a miocénu a zdá se, že v současné době je čeleď na maximu své diverzity (Grimaldi a Engel, 2005). Vznik termitů ale teoreticky musíme opravdu položit do doby před rozpadem Pangey na Laurasii a Gondwanu - následující evoluce jednotlivých skupin by pak probíhala na oddělujících se kontinentech. Termiti nemají nijak oslnivé možnosti disperze přes překážky. Mnohdy je to způsobeno jejich extrémní závislostí na kryptických mikrohabitatech (Křeček, osobní sdělení). Jejich rozšíření je tudíž značně ovlivněno geomorfologickou historií (Pearce, 1997).

2.4 Rozšíření termitů

Lokální i regionální diverzita termitů je zásadní měrou ovlivněna přírodními podmínkami – v největší míře teplotou, roli ale hrají i dešťové srážky, typ vegetačního pokryvu aj. Jejich diverzita prudce klesá směrem od desáté rovnoběžky, tento jev je mnohem lépe pozorovatelný na severní polokouli (pravděpodobně díky zalednění). Termiti zcela chybí v oblastech boreálních a arktických. (Eggleton, 2000).

Oblastí s největším druhovým bohatstvím jsou tropické středoafričské lesy (povodí Konga), následované Jižní Amerikou (Amazonie), zatímco lesy Jihovýchodní Asie a Madagaskaru jsou méně bohaté a nejchudší jsou tropy Austrálie (Eggleton, 2000; Davies et al., 2003). Toto rozdělení je nepochybně ovlivněno evoluční minulostí termitů, například rozpadem Pangey a omezenými disperzními schopnostmi jednotlivých taxonů.

Nicméně pokud se naskytne vhodná příležitost a vhodné podmínky, jsou termiti schopni kolonizovat i ostrovy v poměrně velké vzdálenosti od kontinentu (Williams, 1976), například Madagaskar (Nobre, 2010). Termiti jsou vůdčími rody mnoha tropických ekosystémů (Wilson, 1992) a mohou dosáhnout ohromných populačních hustot. Například na jihu Kamerunu jsou termiti jednou z nejpočetnějších skupin členovců vůbec (Eggleton et al., 1996).

2.5 Terminologie a kasty

Termití vývoj začíná, tak jako u většiny zástupců hmyzu, vajíčkem. Z něho se líhnou potravně závislá larvální stádia: od jednoho stádia u *Cryptotermes* (Korb 2007) po šest stádií u *Mastotermes* (Roisin a Korb, 2011). Jako larvy jsou u termitů označována nedospělá potravně závislá stádia bez základů křídel.

Jako nymfy se pak označují nedospělá stádia se základy křídel předcházející imagu (alát, dospělec, okřídlený jedinec) (Thorne, 1996; Korb a Hartfelder, 2008). Pod pojmem pravý dělník se u termitů rozumí jedinec, který v časném stádiu vývoje nevratně opouští pohlavní linii, zatímco nepraví dělníci (pseudergáti) opouštějí pohlavní

linii dočasně a vratně. Pseudergáti vznikají buď stacionárním svlékáním pokročilé larvy, nebo regresivním svlékáním nymfy. Regresivní svlékání z brachypterních nymf, vyskytující se u termitů, je jediným zaznamenaným příkladem přirozené reverzní metamorfózy u hmyzu (Nijhout a Wheeler, 1982).

Vojáci se vyvíjejí z dělníků, pseudergátů či larev, nebo nymf vždy přes krátkodobé stádium předvojáka (presoldier angl., „bílý voják“). Předvoják je přechodné stádium morfologicky podobné vojákovi, ale nesklerotizované a nepigmentované. Toto vývojové stádium je termitům specifické.

Imaga jsou pohlavními jedinci se složenými očima a plně vyvinutými křídly (alát), která po rojení odvrhují (dealát). Za primární pohlavní jedince jsou označována ta imaga, která opouštějí rodnou kolonii a zakládají kolonii novou.

Sekundární pohlavní jedinci se vyvíjejí v rámci mateřského hnízda buď jako náhradní, nebo jako doplňkoví reprodukční jedinci. Termínem adultoid jsou potom označována imaga rozmnožující se v rámci rodné kolonie, zatímco neotenici jsou nedospělí pohlavní jedinci, kteří se mohou vyvíjet z nymfy (nymfoid, brachypterní neotenik), nebo larválních stádií, dělníků či pseudergátů (ergatoid, pseudergatoid, apterní neotenik) (Myles, 1999).

Důležité je, že všechny výše zmíněné kasty, až na imaga, představují nedospělá stadia (charakterizovaná existencí prothorakální žlázy), byť se může jednat o stadia terminální, neschopná dalšího svlékání (např. vojáci, neoteničtí pohlavní jedinci, u některých druhů též dělníci) (Noirot a Pasteels, 1987). Navíc je potřeba brát v úvahu, že pojem kasta není u termitů shodný s tím, co představuje u jiných eusociálních skupin, neboť jedinec může v průběhu ontogeneze náležet k několika kastám (Thorne 1996).

2.6 Typy vývoje

Způsoby, jakými může probíhat ontogeneze termitů, jsou dva. Lineární a větvený. Lineární vývojový typ je charakteristický nepřítomností kasty pravého dělníka a nižším počtem nymfálních stádií. Má pouze jedinou linii, tvořenou larválními instary. Z pozdní larvy se vyvíjí první nymfální stádium. Starší larvální stádia jsou označována jako pseudergáti, kteří plní funkci dělníků.

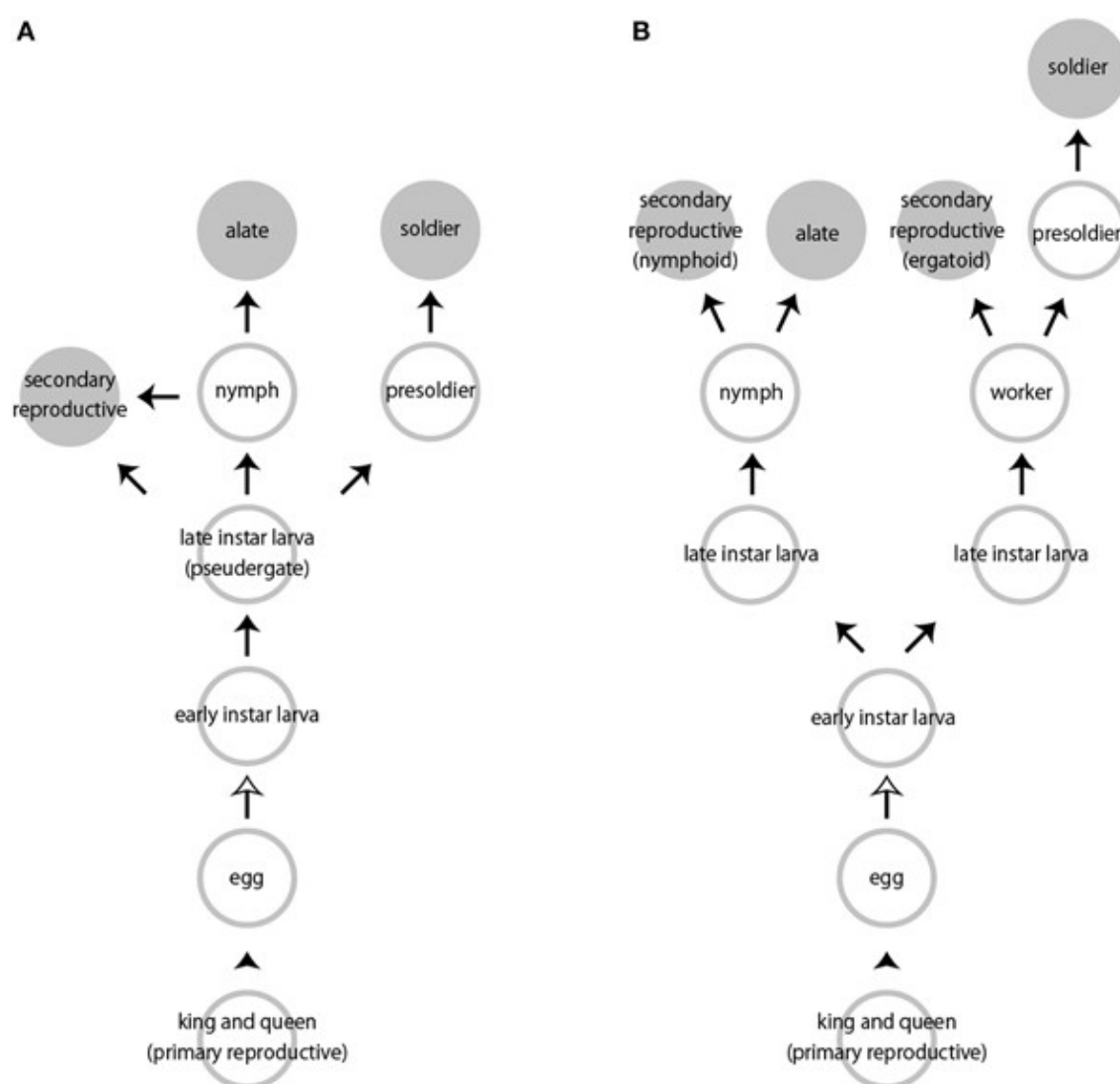
Lineární ontogenezi najdeme u čeledí Stolotermitidae, Archotermopsidae, Kalotermitidae a Serritermitidae a u neodvozených zástupců čeledi Rhinotermitidae (*Prorhinotermes*, *Termitogeton*, *Psammotermes*) (shrnutí v Roisin a Korb, 2011; Barbosa, 2012; Bourguignon et al., 2012). U rodů *Prorhinotermes*, *Glossotermes*, *Termitogeton* a *Hodotermopsis* je vývoj základů křídel soustředěn do posledního nymfálního instaru (proneometabolie sensu Štys a Šobotník, 1999) předcházejícímu alátovi a předchozí instary tak tvoří funkční kastu pseudergátů podílející se na pracovních úkolech (Roisin a Korb, 2011). U některých méně odvozených termitů je třeba vnímat soužití jedinců spíše jako kooperaci, než altruismus. Ztráty individuální zdatnosti (direct fitness, angl.) jedinců jsou minimální a téměř všichni mají možnost se potenciálně rozmnožovat (*Cryptotermes*, Kalotermitidae; Korb, 2007).

S větveným vývojem se setkáváme u čeledí Mastotermitidae, Hodotermitidae, Termitidae a odvozenějších zástupců Rhinotermitidae. Větvený vývoj je charakteristický přítomností kasty pravého dělníka, oproti lineárnímu je rigidnější a mnohem méně plastický. K oddělení nepohlavní linie dělníků od linie s nymfami a pohlavními jedinci dochází už po prvním či druhém larválním svlékání.

Původním stavem je u termitů zastoupení obou pohlaví v kastách dělníků i vojáků, jedinou výjimkou je čeleď Serritermitidae, u které je lineární ontogeneze kombinovaná s unisexualitou (samci) pseudergátů a vojáků (Bourguignon et al., 2009; Barbosa, 2012). U mnoha odvozenějších druhů však sexuální dimorfismus a specializace v rámci jednotlivých kast (subkasty) dospěly do poměrně složitých struktur. Vůbec nejdiverzifikovanější je sociální struktura v rámci Termitidae (shrnutí v Roisin, 2000; Roisin a Korb, 2011).

Pohlaví se mezi sebou mohou lišit velikostí (např. *Nasutitermes arborum*,

Coarctotermes doriae; Roonwal, 1975), poměrem zastoupení (např. vojáci *Termitogeton*; Parmentier a Roisin, 2003), nebo jedno z pohlaví může zcela chybět (z Termitidae např. *Macrotermes michaelseni*; Darlington, 1986; *Hospitalitermes medioflavus*, Miura et al., 1998; ale též Kalotermitidae: Muller a Korb, 2008; Roux et al., 2009). Pohlavní dimorfismus tak může být základem pro dělbu práce na základě pohlaví, tj. sexuální polyetismus. Mezi druhy ani mezi rody však v tomto ohledu nelze vypožorovat žádné univerzální pravidlo.



Obr. 2: Schémata vývojových linií u termitů, převzato z Watanabe et al., 2014

2.7 Potrava termitů a hnízdní strategie

Termiti se živí materiály na celulózo-ligninovém základu. V praxi se tedy jedná o rostlinné materiály, povětšinou odumřelé. Tato dieta je energeticky bohatá, ale je tvořena převážně polymery, které jsou obtížně stravitelné (Bignell, 2000). Navíc se v ní termitům nedostává některých prvků, především dusíku (Waller a La Fage, 1987).

Dusík je ovšem nepostradatelným biogenním prvkem. Způsobů, kterými se k němu termiti dostávají je několik. Dřevožraví termiti disponují specializovanými nitrifikačními symbiotickými bakteriemi ve střevě (Brune a Ohkuma, 2011). Dalším zdrojem dusíku mohou být i termiti samotní. U termitů je běžný kanibalismus v případě eliminace starých či zemřelých jedinců, případně nadpočetných neoteniků (i vojáků; vlastní pozorování) (Dhanarajan, 1978; Rosenagus a Traniello, 1997). Nedostatkem dusíku netrpí druhá potravně-ekologická skupina termitů, hlínožraví (soil-feeding, angl.) termiti. Ti s potravou přijímají kromě zbytků rostlinného materiálu i půdní mikroorganismy (Bignell, 2011).

Podle střevní mikrofauny jsou termiti tradičně rozdělováni na "nižší" a "vyšší". "Nižší" termiti jsou xylofágní (Mastotermitidae, Archotermopsidae, Stolotermitidae, Kalotermitidae, Stylotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae), kromě čeledi Hodotermitidae (ta se živí bylinným materiálem, harvester termites, angl.) a *Serritermes serrifer* (Serritermitidae, jediný inkvilín mezi "nižšími" termity; Canello a De Souza, 2004). "Vyšší" termiti (Termitidae) mají mnohem širší spektrum potravy - suchá tráva, listy, dřevo od živého, až po značně rozložené, rostliny, houby, opad, mikroepifyty nebo humus (Donovan et al., 2001).

Střevní symbionty termitů lze rozdělit do čtyř skupin: „Bičíkovci“ se vyskytují pouze ve střevu „nižších“ termitů. Jedná se o zástupce skupin Parabasalia (Trichomonadida a Hypermastigida) a Oxymonadida (Ohkuma a Brune, 2011). Pro jejich úspěšné přežití je třeba prostředí s nízkým obsahem kyslíku, tudíž inokulace probíhá proktodeální trofolaxí.

Houby jsou zastoupeny symbiotickými basidiomycety rodu *Termitomyces*, jež si ve specializovaných „houbových zahrádkách“ kultivují zástupci podčeledi Macrotermitinae (Termitidae) (Lefevre et al., 2006). Dále jsou to kvasinky, které se

běžně vyskytují ve střevech termitů, ale jejich funkce není prozkoumána (Šobotník, osobní sdělení)

Eubakterie a Archaea se vyskytují ve střevech všech termitů a rovněž ve specializovaných buňkách – mycetocytech (Bandi a Sacchi, 2000) u *Mastotermes*.

„Vyšší termiti“ přišli o svoje protozoální symbionty, dominantními symbionty jsou právě bakterie (Okhuma a Brune, 2011).

Navíc mají termiti celulázy vlastní (Watanabe a Tokuda, 2010; Eggleton, 2011). Ať už v labiální žláze u „nižších termitů“ (Tokuda et al., 2002), nebo v mesodeu u „vyšších termitů“ (Tokuda a Watanabe, 2007; Fujita et al., 2008).

Na základě srovnání se švábem *Cryptocercus*, který je sesterskou skupinou všech termitů (Inward et al., 2007a, b; Engel et al., 2009), je zřejmé, že hnízdění přímo ve zdroji potravy – dřevě (one-piece nesters, angl.; Kalotermitidae, „Termopsidae“) – je primitivní hnízdní strategií. Kolonie těchto termitů jsou omezeny na jednotlivé kusy dřeva a tak jejich populace čítají typicky stovky či tisíce jedinců (Lepage a Darlington, 2000). Za multiple-site nesters (angl.) se považují termiti hnízdící přímo ve zdroji potravy, ale běžně kolonizují řadu potravních zdrojů – někdy i do značných vzdáleností (100m nebo více u rodu *Mastotermes*; Goodisman a Crozier, 2002). Činí tak podzemními tunely či krytými povrchovými chodbami.

Nejedvozenější strategií jsou pak central-site nesters (angl.), s centrálním hnízdem se systémem galerií vedoucími k potravnímu zdroji. Zvláštní skupinou jsou inkvilíni, kteří obývají hnízda jiných druhů (Shellman-Reeve, 1997).

Termiti většinou žijí pouze ve svém systému galerií a chodeb, málokterý jejich zástupce při vyhledávání potravy opouští tento systém. Najdou se ale i takoví - například druhy živící se mikroepifyty v Jižní Americe (*Constrictotermes*), v Jihovýchodní Asii (*Hospitalitermes*), etc. Tyto druhy mají druhotně tmavě pigmentované tělo, chránící je před ultrafialovým zářením. Ostatní druhy jsou nepigmentované a pak, pokud za svojí potravou (listy travin nebo listový opad) vyražejí mimo galerie, činí tak především v noci (např. Hodotermitidae, Termitidae: Syntermitinae: *Syntermes*; Lima et al., 2000; Traniello a Leuthold, 2000).

2.8 Kasta vojáka

Vznik zpravidla sterilní kasty vojáka je pro termity klíčový (Thorne et al., 2003). Tato kasta se u termitů objevila monofyleticky a dříve než sterilní dělníci (Noirot, 1990). Některé druhy však tuto kastu sekundárně ztratily. Vždy jí předchází instar předvojáka. Morfologicky se vojáci od ostatních členů kolonie výrazně odlišují. Jsou více sklerotizovaní, mají zvětšené hlavy a další morfologické atributy, které je činí velmi snadno rozpoznatelnými (podrobněji dále v textu) (Prestwich, 1984).

Ontogeneze vojáka je spojená se zvýšeným titrem juvenilního hormonu v hemolymfě (Hrdý et al., 2006). Voják je tedy sice juvenilním, ale zároveň i terminálním stádiem. Díky různým typům vývoje mohou vojáci vznikat různými způsoby. V případě flexibilních lineárních ontogenezí vojáci vznikají ze všech možných stádií starších než larvy 2. instaru (např. *Prorhinotermes simplex*, Hanus et al., 2006). Naopak u rigidních větvených systémů k vojákovi vede pouze jedna výlučná ontogenetická cesta (Roisin a Korb, 2011)

Hlavní rolí vojáků je obrana kolonie před nepřáteli, ať už predátory či konkurenčními termity (Thorne a Haverty, 1991; Roux a Korb, 2004). Jedná se o kastu s redukováným trávicím traktem (často kvůli zvětšeným obranným žlázám) a kvůli zvětšeným mandibulám neschopnou samostatného příjmu potravy (Noirot, 1990).

2.9 Nepřátelé termitů

a) Obratlovci:

Termiti jsou velice často jedním z nejvíce abundatních zástupců fauny v daném ekosystému. Proto mohou tvořit poměrně zásadní podíl zdroje potravy pro řadu více (např. řada savců) či méně specializovaných predátorů ze skupin obratlovců (Deligne et al., 1981). Pro nesespecializované predátory nastávají hody především v případě rojení termitů (Lepage, 1991). Termiti často slouží jako potrava pro primáty, zejména šimpanze (viz pověstné rybaření /fishing, angl./; Goodall, 1963) ale i člověka (Pearce, 1997).

Ke konzumaci termitů jsou přizpůsobeny ježury (Tachyglossidae) (Griffiths et al., 1990)

a mravencojedi (Myrmecobiidae) (Cooper a Withers, 2004) v Austrálii, v Americe se na pojidání termitů specializují pásovcí (Dasypodidae) a mravenečníci (Myrmecophagidae) a v Africe jejich konvergentní protějšky, luskouni (Pholidota) a hrabáči (Orycteropodidae) (Redford a Dorea, 1984).

K „termitů“ (ve většině případů zároveň i mravenčů) dietě jsou uzpůsobeni i někteří masožravci, v Africe se jedná o psa ušatého (*Otocyon megalotis*) a hyenku hřivnatou (*Proteles cristata*), v Asii o medvěda malajského (*Helarctos malayanus*) a medvěda pyskatého (*Melursus ursinus*) (Deligne et al., 1981).

Je otázkou, zda-li se boj proti škůdcům (pest management angl.) u člověka dá považovat za predaci. Každopádně ekologická role termitů je často v konfliktu s lidskými zájmy.

U rodu *Nasutitermes* je potvrzena obrana před predací některými mravenečníky. Jedná se o tyto tři druhy termitů: *N. corniger*, *N. nigriceps* a *N. costalis*. V pokusu byly jedinci výše zmíněných druhů *Nasutitermes* předkládáni mravenečníkovi rodu *Tamandua*. Vojáci sice nemůžou predátorovi o těchto rozměrech nějakým způsobem mechanicky ublížit, nicméně chemické látky, které produkují pro svojí obranu je činí hůře stravitelnými až nestravitelnými. (Lubin a Montgomery, 1981)

b) Bezobratlí:

Ze stejných důvodů jako u obratlovců jsou termiti samozřejmě zdrojem potravy i pro bezobratlé predátory (Sheppe, 1970). S tím rozdílem, že mezi bezobratlými mají svého úhlavního nepřítele, mravence, kteří dosáhli podobné ekologické dominance, nicméně většinou na jiné trofické úrovni a stali se dominantními bezobratlými predátory.

Tyto „závody ve zbrojení mezi hmyzími supervelmocemi“ už trvají od křídového období (Holldobler a Wilson, 1990). Málokterý predátor dovede zcela zničit termití kolonii, mravenci to ale dokážou. Potulné armády mravenců rodu *Dorylus* jsou opravdu schopné zlikvidovat vše, co jim přijde do cesty (Darlington, 1985).

Mezi mravenci najdeme i specialisty na lov termitů, podčeleď Ponerinae (Dejean a Fenerón, 1999). Jako příklad specializovaného predátora lze uvést druh *Pachycondyla commutata*. Ten loví termity rodu *Syntermes*. Napadá sběrná družstva (foraging parties, angl.) termitů a to zejména při rozednávání a soumraku – chvílích, kdy se obrana kolem sběrného družstva buď formuje, nebo rozpouští (Mill, 1982). V Evropě si pro změnu

byla tato skupina mravenců schopná vytvořit chemické mimikry (*Hypoponera eduardi*; Lemaire et al., 1987).

2.10 Rozpoznávání jedinců

Schopnost termitů rozlišovat příslušníky vlastní kolonie (nestmate, angl.) od cizinců je pro soudržnost a obranu hnízda nezbytnou záležitostí. Hlavní roli v rozpoznávacích procesech hrají kutikulární lipidy (Haverty a Thorne, 1989; Kaib et al., 2004; Howard a Blomquist, 2005).

V řadě studií se dokládá schopnost vzájemného rozpoznání u termitů. Časté jsou behaviorální testy agresivity vůči příslušníkům jiných druhů (Springhetti a Amorelli, 1982; Thorne, 1982; Haverty a Thorne, 1989; Bagnères et al., 1991, 1998), či nepříbuzným jedincům stejného druhu (Levings a Adams, 1984; Binder, 1988). Zásadní funkci kutikulárních lipidů ve vzájemné identifikaci termitů jen potvrdilo zjištění shodného složení jejich profilu mezi termitofilem a hostitelem (Howard et al., 1980; Howard et al., 1982).

Nesmírně zajímavé pokusy s oplachy jedinců a následnou impregnací kutikulárními lipidy jiného druhu prováděli např. Takahashi a Gassa (1995) s potvrzením kutikulárních lipidů jako rekogničních faktorů. Rozdíly mezi jednotlivými profily jsou genetické povahy (Adams, 1991; Husseneder et al., 1998), na výsledném chemickém „podpisu“ (colony odor, angl.) se však mohou podílet i různé potravní zdroje (Bagine et al., 1994; Haverty et al., 2000), případně střevní mikrobiota (Matsuura, 2001; Kirchner a Minkley, 2003).

Samotný mechanismus rozpoznávání je založen na rozdílech ve složení kutikulárních lipidů. Pro rozpoznávání jsou nejvýznamnější uhlovodíky nenasycené a/nebo větvené (Clément a Bagnères, 1998; Howard a Blomquist, 2005). Zatímco rozdíly mezidruhovité jsou kvalitativní, zato rozdíly v rámci jednoho druhu (mezi koloniemi, rozdíly mezi kastami téže kolonie) jsou pouze kvantitativní (Bagnères et al., 1998; Howard a Blomquist, 2005).

2.11 Poplašné chování

Vyvolání poplachu a jeho šíření je jedním ze zásadních předpokladů pro účinnou obranu kolonie u sociálního hmyzu. Obecný alarm je vyvoláván buď ve formě akustických vibrací, nebo chemickými poplašnými feromony z frontální žlázy. Za specifický alarm se označuje přímý kontakt jedinců, který funguje tak, že šířitel příjemce „povolá do zbraně“ - podnítl u něj agresivní chování a následování po jeho stopě k narušiteli, případně zdroji disturbance (Stuart, 1963; Kettler a Leuthold, 1995).

Vibrační komunikace krom poplachu slouží i k vyjádření vzrušení, je rozšířená napříč všemi kastami. Vibrace jsou často doprovázeny poklepáváním hlavou nebo abdomenem proti povrchu galerie. K jejich vnímání jsou u termitů vyvinuty senzory na tibiích, tzv. subgenuálními orgány (Stuart, 1963; Howse, 1964, 1965; Kirchner et al., 1994).

U primitivnějších termitů jako *Zootermopsis* či *Kaloterme*s poplach vyvolávají pouze jedinci v bezprostřední blízkosti disturbance (Stuart, 1988; Kirchner et al., 1994), zato u pokročilejších druhů (např. *Pseudacanthotermes*, *Macrotermes*) je komunikace složitější a zprostředkovaná vojáky. Ti na vibrace reagují na základě pozitivní zpětné vazby a signál se tak rychle šíří dál (Stuart, 1988; Connétable et al., 1999; Röhrig et al., 1999).

Někteří autoři jsou toho názoru, že zřetelně slyšitelné vibrace (např. u některých zástupců Macrotermitinae) mohou fungovat nejenom jako alarm, ale i jako varovný signál směřovaný vetřelci (Röhrig et al., 1999). O tom, že některé z projevů vibračního alarmu jsou dobře slyšitelné jsem se nakonec přesvědčil i sám díky přítomnosti rodu *Hodotermopsis* v našich chovech, případně při pokusech O. Dellattra. Není až takovým překvapením, že vibračním alarmem disponuje i sesterský druh *Cryptocercus* (Bell et al., 2007). Další funkce vibrací, popsané u *Cryptotermes domesticus*, může být posouzení velikosti potravního zdroje (Evans et al., 2005).

Chemický poplach vyvolávají látky produkované zejména frontální žlázou. Poplašné (alarm) feromony jsou těkavé, nepolární sloučeniny. Snadno se šíří a tvoří koncentrační gradient směrem od zdroje signálu. Chemickému složení produkce frontální žlázy se věnuje řada prací, i proto je zarážející, že studií popisujících a biologicky testujících konkrétní složky mající poplašnou funkci není mnoho.

Popsané alarm feromony jsou monoterpeny α -pinen, limonen a seskviterpen α -farnesen (přehled v Costa-Leonardo et al. 2009; Šobotník et al., 2010c). Reakce na poplašný feromon je napříč kastami různá. Zatímco vojáky jeho zdroj přitahuje, tak u ostatních jedinců vyvolává útěk (Šobotník et al., 2008a, b).

2.12 Agonistické chování

Termiti si často vzájemně konkurují. V přírodě proto nejsou vzácné agonistické (vzájemně agresivní) střety kolonií při soupeření o potravní zdroje. Samozřejmostí je pro tuto interakci schopnost rozeznat členy vlastní kolonie od cizích. Pouze geneticky si navzájem příbuzní jedinci by měli být příjemci altruistické pomoci zprostředkované dělníky, či vojáky (Kaib et al., 2004; Thorne et al., 2003). Experimentálně bylo mnohokrát ověřeno, že vzájemná agresivita se nevyskytuje pouze u přímo kompetujících druhů, ale i u druhů odlišných nik a druhů alopatrických (Thorne a Haverty, 1991).

K agresivním mezidruhovým interakcím dochází při všech běžných činnostech termitů. Mezi sběrnými družstvy a v podzemních částech přímo sousedících hnízd, mezi koloniemi a speciálně u one-piece nesters i mezi populacemi, kompetujícími o okupaci centralizovaného hnízda. (Sands, 1982; Thorne a Haverty, 1991; Thorne et al., 2003; Buschini a Leonardo 2001).

Takový „vojenský konflikt“ může vést i ke zničení kolonie, jak bylo pozorováno např. při mezidruhových střetech mezi *Microcerotermes biroi*, *Nasutitermes princeps* a *Nasutitermes novarumhebridarum* (Leponce et al., 1996). V některých případech se mohou vzájemně kompetující druhy navzájem vyhýbat. Pokud jeden druh ve vzájemné konfrontaci výrazně dominuje nad druhým jako například relativně velký *Hodotermes mossambicus* a spíše drobný *Trinervitermes trinervoides*. Oba sdílejí niku spásačů travin a běžně spolu neinteragují – nicméně pokud byli jedinci druhu *T. trinervoides* v rámci pokusu donuceni vstoupit na území větších sousedů, neměl jejich život dlouhého trvání (Nel, 1968).

Na agresivitu termitů mohou mít vliv i přírodní podmínky. K výrazným faktorům tohoto

typu patří např. roční období, teplota a vlhkost vzduch a podobně. Toto bylo prokázáno například na rodu *Reticulitermes*, kde byli termiti agresivnější v suchu a v zimě (Clément, 1986).

Mezi některými koloniemi se agrese nemusí projevovat vůbec (*Coptotermes formosanus*, Su a Haverty, 1991; *Nasutitermes acajutlae*, Fuller et al., 2004). V tomto případě se však většinou jedná o výjimku potvrzující pravidlo, způsobenou blízkou příbuzností nebo životem na nejzazším okraji areálu rozšíření (Thorne a Haverty, 1991; Šobotník et al., 2008b).

Samozřejmě také závisí na tom, jaké kasty se vzájemně střetnou. U rodu *Zootermopsis* existují tři různé fenotypy kutikulárních uhlovodíků – ty se liší v závislosti na geografické distribuci a s tím souvisejícími rozdíly ve složení potravy. Nicméně v případě, že různé kolonie tohoto termita obsadí jeden kmen (jedná se o omezené zdroje), jsou schopné se navzájem tolerovat a zcela pasivně se míjejí. Mezi pohlavními jedinci ale tato tolerance neplatí (Thorne a Haverty 1989).

Tolerance dokonce může vést až k fúzi kolonií. U termitů rodu *Reticulitermes* poté záleží na podílu nymfálních jedinců. Je-li jejich počet nižší, než určitá mez, kolonie jsou schopny fúze (Matsuura a Nishida, 2001).

2.13 Role dělníků v obraně kolonie

Hlavní roli v obraně kolonie hrají v naprosté většině případů vojáci, avšak role dělníků při obraně by neměla být podceňována. Naprostá většina dělníků má při napadení tendence prchat. Pořád ale disponují svými mandibulami, které jsou účinnou zbraní jak proti mravencům (Eisner et al., 1976), tak proti jiným termitům (Thorne a Haverty, 1991).

Jednoznačně nejdůležitějším příspěvkem dělníků k obraně je jejich schopnost stavět a opravovat pasivní obranné struktury (Noirot a Darlington, 2000). Některé instary dělníků *Nasutitermes costalis* jsou k opravám, či rozšiřování hnízd přímo specializované – malí dělníci druhého instaru jsou nejaktivnějšími staviteli (jako jednotlivci, při nižších počtech jsou malí vojáci prvního a velcí vojáci třetího instaru aktivnější), zatímco velcí dělníci třetího instaru jsou nejaktivnější v očištění ostatních

(Jones, 1979, 1980).

Dělba práce při opravách se vyskytuje i u *Nasutitermes exitiosus*. Zde se opravám věnují nejstarší dělníci (McMahan, 1977), stejně je na tom ještě například *Drepanotermes* (Watson a McMahan, 1978). Dalšími specializovanými „staviteli“ jsou malí dělníci druhu *Coptotermes heimi*, jsou to samci a zodpovídají za stavební úpravy hnízda, zatímco velcí dělníci jsou samice a podílejí se na činnostech mimo hnízdo (Pajni a Arora, 1990). Obdobně je na tom druh *Macrotermes michaelsoni*, pouze jsou prohozena pohlaví (Okot-Kotber, 1981).

V některých případech dělníci uzavírají vstupy do hnízda bez ohledu na přítomnost vojáků mimo hnízdo, např. u *Macrotermes bellicosus* po proražení vnější zdi vyrazí k průlomu (na povrch) mnoho velkých vojáků, zároveň se utvoří druhá obranná linie z četných malých dělníků, kteří se snaží opravit vzniklou trhlinu. V případě, že útok pokračuje, stáhnou se obránci do jádra hnízda a v obraně pokračují fragmózou (viz dále v textu) (Noirot a Darlington, 2000).

V některých případech přejímají dělníci roli bojovníků v mezidruhově agresí. Děje se tomu tak u druhů, spoléhajících především na chemickou obranu (typicky Termitidae: Nasutitermitinae) (Thorne, 1982). V případě druhu *Hodotermes mossambicus* nejsou ve sběrných družstvech přítomni vojáci a dělníci se účinně brání sami (Nel, 1968).

Hlínožraví termiti (soil-feeding angl.) mají nižší zastoupení vojáků v kolonii ve srovnání s xylofágními příbuznými (viz. Haverty 1977), k naprosté ztrátě vojáků došlo několikrát ve dvou podčeledech Termitidae (Apicotermiteinae: *Anoplotermes*-group, Termitinae: *Prohamitermes*, *Orientotermes* a *Invasitermes*; Ahmad, 1976; Miller, 1984). I když se jedná jenom o dvě podčeledi, jejich zastoupení na celkové druhové bohatosti není vůbec malé, jedná se o značnou část celkové druhové bohatosti termitů. Tato skupina termitů byla relativně dlouho zanedbávána právě díky nepřítomnosti vojáků. Určování druhů je pak omezeno na znaky u dělníků, a tudíž je obtížnější (Bourguignon et al., 2010).

Absence vojáků vedla ke vzniku alternativních obranných strategií: kryptického způsobu života, defekace na protivníka (*Skattitermes*, Coaton, 1971; *Adaphrotermes*, Sands, 1982), sebeobětování skrze prasknutí tělní stěny (dehiscence, autothysse), často doplněné o produkty některé ze žláz s chemickou sekrecí (Sands, 1982; Mill 1984; Šobotník et al.

2012). U termita *Neocapritermes taracua* se přednostně obětují staří dělníci, těm se s věkem opotřebovávají mandibuly. Zároveň se jim ale v kapsách na zádech vytvoří modré krystaly obranného metaloproteinu. V případě kontaktu s nepřítelem „explodují“ jakmile jsou vážně poraněni a modré krystaly se rozpouštějí ve vytlačené hemolymfě, kde reagují se sekrecí labiálních žláz. Výsledný produkt je značně toxický (Šobotník et al., 2012). Aktivní obrany hnízda se pravděpodobně mohou účastnit dělníci všech druhů.

2.14 Mechanická obrana, morfologické adaptace vojáků

První obrannou linii u termitů tvoří obrana pasivní. Hnízdo, jeho architektura, stěny a vstupy. Od obrany aktivní je tu kasta vojáků, ta je k obraně přizpůsobená morfologicky i behaviorálně (Prestwich, 1984; Scholtz et al., 2008; Šobotník et al., 2010a). Jejich hlava je zvětšená, sklerotizovaná a primárně nese hypertrofované mandibuly sloužící k mechanické obraně (zvětšení hlavy je mimo jiné dáno i tím, že se někde musí vejít mandibulární svaly).

Podle morfologie hlavy se dají vojáci rozdělit na několik skupin:

Fragmotičtí (phragmotic, angl.): Disponují krátkou válcovitou, někdy jakoby utáto, silně sklerotizovanou hlavou a zkrácenými mandibulami. Tito vojáci ucpávají v případě potřeby napadené galerie. Typickým zástupcem tohoto typu vojáka je rod *Cryptotermes* (Kalotermitidae), ovšem vojáci tohoto typu existují i u "vyšších" termitů, zejména hlínožravých (*Cubitermes*, *Noditermes*; Deligne a Pasteels, 1982; *Cephalotermes*; Deligne a Pasteels, 1982). Fragmózu mohou provádět i nesespecializovaní vojáci.



Obr. 3: *Calcaritermes* sp., ukázka fragmotického vojáka, užito se svolením J. Šobotníka.

Drtící (crushing, angl.): Tyto mandibuly jsou znakem vojáků některých "nižších" termitů. Mandibuly jsou zoubkované a robustní, podobné prodlouženým mandibulám dělníků. Jsou ale obdařené mnohem silnějším svalstvem. Vojáků je potom málo, jsou neobratní a často jsou využíváni k fragmóze (Prestwich, 1984).



Obr. 4: *Hodotermopsis sjöestedti*, ukázka drtící zbraně, použito se souhlasem J. Šobotníka.

Sekací (slashing, angl.; případně párací, reaping, angl., Mill, 1982): V tomto případě se jedná o nejrozšířenější, dalo by se říci standardní, typ mandibul. Vyskytuje se u většiny zástupců Rhinotermitidae a Termitidae. Mandibuly jsou šavlovité, často vzájemně překřížené. Oproti drtícím jsou štíhlejší, delší a mají větší úhlovou pohyblivost, navíc nevyžadují k ovládnutí tolik svaloviny. Nositelé tohoto typu mandibul často k obraně využívají také obranné žlázy (Deligne et al., 1981).



Obr. 5: *Prorhinotermes canalifrons*, sekací mandibuly, použito se souhlasem J. Šobotníka.

Probodávací (piercing, angl., Mill, 1982): V tomto případě jsou mandibuly hákovité, s výraznými zuby. Vyskytují se především u čeledi Termitidae (Termitinae: *Amitermes*, Syntermitinae: *Armitermes*, *Embiratermes*, *Rhynchotermes*). Vojáci vybavení touto zbraní se zaklesnou do těla vetřelce a snadno jej kontaminují sekreci obranných žláz. K podobné specializaci došlo i u dalších termitů, kteří mají mandibuly, které připomínají spíše drtící mandibuly, ale zároveň slouží ke stejnému účelu - ukotvení do těla protivníka. Vyskytuje se např. u velkých vojáků Rhinotermitidae: Rhinotermitinae: *Rhinotermes*, *Dolichorhinotermes*; Termitidae: Syntermitinae: *Syntermes*; (Deligne et al., 1981; Šobotník, osobní sdělení).



Obr. 6: *Silvestritermes* sp., kombinace probodávacích mandibul a „nosu“, použito se svolením J. Šobotníka.

Rudimentární (vestigial, angl.) mandibuly: V průběhu evoluce termitů se u vojáků dvakrát, nezávisle na sobě, redukovaly mandibuly. Jednou skupinou jsou Termitidae: Nasutitermitinae (tzv. nasutní vojáci, nasuti), pro něž jsou hlavní obranou lepkavé a iritující sekrety frontální žlázy. Druhou jsou malí vojáci Rhinotermitidae: Rhinotermitinae (tzv. nasutoidi), kteří toxické sekrety nanášejí na nepřátele labrálním štětečkem (Prestwich, 1982).



Obr. 8: *Constrictotermes sp.*, nasutní voják s drasticky redukovanými mandibulami, použito se svolením J. Šobotníka.

Luskací (snapping, angl.) mandibuly se vyskytují pouze u Termitidae: Termitinae, a jsou nejodvozenějším typem mandibul. Mohou být buď symetrické (*Termes*, *Inquilinitermes*, *Cavitermes*) nebo asymetrické (*Capritermes*, *Pericapritermes*, *Neocapritermes*, *Planicapritermes*). Principem funkce luskacích mandibul je kumulace elastické energie, jež je jednorázově uvolněna při kontaktu nepřítele s terminální sítou. Mandibuly poté přeskočí přes sebe a udeří nepřítele. U asymetrické varianty jsou mandibuly asymetrické a úder je pak veden pouze jednou mandibulou. Úder je schopný vyřadit nepřítele z řad termitů či mravenců (Seid et al., 2008). I přes svojí hlavní funkci jsou stále dost dlouhé na to, aby si voják udržel nepřítele dostatečně od těla a mohl s nimi kousat. (Šobotník, osobní sdělení).



Obr. 9: *Termes* sp., luskací mandibuly – symetrická verze, použito se souhlasem J. Šobotníka.

2.15 Chemická obrana

Termiti ke své obraně používají zejména tři žlázy - frontální, labrální a labiální. Labiální žlázy patří k nejběžnějším žlázám hmyzu a acinózní struktura je shodná napříč celými Polyneoptera (Šobotník a Weyda 2003), ostatní dvě žlázy jsou specifické pro termity (Noirot 1969, Deligne et al., 1981, Quennedey 1984).

Labiální (slinné) žlázy jsou přítomné u všech termitů. Vyskytují se u všech jejich kast a vývojových stádií (Noirot, 1969; Billen et al., 1989; Šobotník a Weyda, 2003). Sekrety žláz dělníků se podílí na trávení, obsahují feromon značící potravní zdroje (food-marking pheromone, angl.), slouží jako potrava pro krmení závislých kast. Sliny jsou rovněž používány jako cement a po smíchání s dalšími materiály slouží jako stavební materiál (Noirot, 1969; Tokuda et al., 2002; Fujita et al., 2008).

Vojáci mohou v labiálních žlázách produkovat obranné látky. U některých taxonů (*Mastotermes*, Macrotermitinae) jsou žlázy hypertrofované, s rezervoáry zasahujícími až do zadečku (Quennedey, 1984). Tento sekret pak při vzájemných soubojích může protivníka znehybnit (a je i toxický). Vojáci Macrotermitinae mají často mandibuly zanořené do těla protivníka a pumpují zadečkem, aby dostali do rány více sekrece.

Nejenom druhy se zvětšenými vojenskými labiálními žlázami ji využívají k obraně. Přítomnost obranných látek byla také prokázána v extraktech labiálních žláz napříč všemi skupinami termitů (Sillam-Dussés et al., 2012). Mimo to je labiální žláza využívána i u dělníků druhů bez vojáků (Sands, 1982).

Nejčastějšími obrannými látkami z labiálních žláz jsou chinony (Moore, 1968; Maschwitz et al., 1972; Wood et al., 1975). Další látky už jsou více variabilní - jmenovitě ancistrodial, ancistrofuran, cavidial, toluen, a-cyclogeraniolen, b-cyclogeraniolen u *Ancistrotermes* (Evans et al., 1979). Další z možných látek jsou makrocyclické laktony u druhu *Pseudacanthotermes spiniger* (Plasman et al., 1999).

Labrální žlázy jsou potvrzeny u *Macrotermes bellicosus* (Quennedey, 1984) a *Glossotermes* (Šobotník et al., 2010b), jejich existence je ale předpokládána i u řady dalších Macrotermitinae a Syntermitinae (Termitidae) (Quennedey, 1984). Bohužel o chemismu jejich sekrece se mnoho neví (Šobotník et al., 2010c).

Frontální žláza je jednoznačně jedním z nejstudovanějších termitích orgánů. Jedná se o apomorfii Neoisoptera. Její přítomnost u vojáků je notoricky známá, nicméně může se vyskytovat i u předvojáků (Prestwich, 1984; Lelis a Everaerts, 1993; Bordereau et al., 1997; Šobotník et al., 2004), imag (Noirot, 1969; Šobotník et al., 2004; Piskorski et al., 2009), dokonce i u dělníků (Šobotník et al., 2010d).

Ultrastruktura žlázy je prostudovaná u většiny důležitých vývojových linií (Quenneday, 1984; Costa-Leonardo, 1998; Šobotník et al., 2010c). Frontální žláza je vakovitý, nepárový orgán, ústící fontanelou na čele. Univerzálním rysem ultrastruktury je přítomnost sekrečních buněk první třídy (sensu Noirot a Quenneday, 1974), v sekretorickém epitelu se mohou vyskytovat i buňky třetí třídy (Quenneday, 1984). U čeledi Termitidae je frontální žláza omezena většinou do hlavové kapsle, ale například u rodu *Globitermes* je zvětšena (Bordereau et al., 1997).

Produkce frontální žlázy může být aplikována: 1) uvolňováním sekretu při kousání 2) labrálním kartáčkem anebo 3) vystřikováním sekrece na delší vzdálenosti (nasuti) (Quenneday, 1984). Čtvrtou možností distribuce produkce frontální žlázy je autothýza vojáka (*Serritermes*, *Globitermes*) (Costa-Leonardo a Kityama 1991; Šobotník et al. 2010d).

V poměru k rozměrům těla největší žlázu mají čeledi Rhinotermitidae a Serritermitidae,

kde zasahuje hluboko do zadečku. Produkce žlázy může tvořit značnou část hmotnosti vojáka (i přes třetinu u *Coptotermes formosanus*, Waller a La Fage, 1987).

Funkce produktů frontální žlázy jsou následující (Prestwich, 1984):

1. Kontaktní jedy jsou typické pro Rhinotermitidae. Často velice toxické. Nicméně mnohdy neúčinné při použití proti vlastnímu druhu – díky autodetoxifikačním mechanismům (Spanton a Prestwich, 1981). Malí vojáci odvozenějších zástupců čeledi aplikují jedy prostřednictvím labrálního kartáčku. Rod *Prorhinotermes* disponuje unikátní dusíkatou obrannou látkou [(E)-1- nitropentadec-1-en, Piskorski et al., 2007].
2. Lepidla – Mohou existovat ve dvou podobách - tvárná a netvárná. Netvárná na vzduchu trvale tuhnou. Častá jsou u autothických vojáků a na stejném principu funguje sekrece labiálních žláz. Oproti tomu tvárné lepivé látky jsou po přidání rozpouštědla opět „funkční“. Tyto vyspělejší látky jsou výdobytkem skupiny Nasutitermitinae - ta je také nejbohatším zdrojem monoterpenů mezi hmyzem (Deligne et al., 1981).
3. Repelenty a iritanty jsou těkavé látky, odpuzující útočníky i bez známky toxicity. U mravenců mohou vést k dlouhodobému škrábání a čištění (Prestwich, 1979).
4. Protihojivé látky, popsané u různých zástupců rodu *Macrotermes*. Z frontální žlázy se dostávají do ran způsobených mandibulami a zabraňují zacelení rány (Prestwich, 1979)
5. Fungicidní látky se vyskytují např. u *Nasutitermes acajutlae*, *N. costalis* a *N. nigriceps*. Tyto druhy frontální sekrecí potlačují růst patogenních hub (Fuller, 2007; Rosengaus et al., 2000)
6. Poplašné feromony (viz jinde)

2.16 Obranné strategie a podíl vojáků v kolonii

Způsob obrany může být u termitů velice různorodý. Jak je z předchozího textu patrné, tak variabilita ve všech možných strukturách snad ani jednotnou obrannou strategii neumožňuje. Pro typ obranné strategie jsou důležité následující faktory: morfologie vojáka, struktura kolonie, povaha potravního substrátu a energetická náročnost produkce vojáků. Tyto faktory interagují při vzniku čtyř zásadních obranných strategií (Eggleton, 2011):

- 1) Obrana „opevněných bodů“ (strong-point defence angl.). V tomto případě termiti brání snadno ubránitelná místa v kolonii. Uplatnění tu tak najdou zejména fragmotičtí vojáci.
- 2) Strategie protiútoků, kdy se v rámci odpovědi na vetřelce z kolonie vyrojí velké množství vojáků.
- 3) Obrana pomocí labyrintu – dělníci vybudují složité bludiště z chodeb, kde většina z nich není obydlená. Účelem této strategie je odradit predátora délkou hledání kořisti. Je častá u druhů s nízkým počtem vojáků, případně bez nich (např. *Cephalotermes*; Noirot a Darlington 2000).
- 4) Obrana potravních stezek (trail-guarding angl.). Zde vojáci aktivně doprovází a brání trasu dělníků při jejich výpravách za potravou. Nejzřejmějším příkladem tohoto typu obrany je druh *Hospitalitermes*, živící se mikroepifyty. Na okraji jeho „sběrných družstev“ (foraging groups angl.) hlídkují nasutní vojáci, kteří jsou velice účinní při odrazování mravenců od útoku (Miura a Matsumoto, 1998).

Ke každé z uvedených strategií je potřeba jiné množství vojáků. Těch nesmí být ani málo, ani příliš mnoho. Při přebytku vojáků by docházelo k oslabení kolonie díky vázání mnoha dělníků na jejich krmení (Haverty, 1977). Podíl vojáků v kolonii je velice variabilní, pohybuje se od méně než jednoho procenta až po více než třicet procent. Jeden z nejnižších podílů vojáků na populaci můžeme pozorovat u rodu *Cephalotermes* – 0,2-0,4 % (Noirot, 1990). Naopak velké množství vojáků nalezneme u druhů spoléhajících se na „protiútoky“ a chemickou obranu: *Prorhinotermes*, *Coptotermes*, *Nasutitermes* (Noirot a Darlington, 2000).

Dá se říct, že nízký podíl vojáků mají druhy malé, kryptické, inkvilíni a termiti

obývajících pevná a kompaktní hnízda (Deligne et al., 1981; Noirot a Darlington, 2000). Poměr vojáků se také mění v závislosti na sezóně, během rojení se jejich počet zvyšuje z důvodů obrany výstupů z kolonie (např. *Nasutitermes exitiosus*, Watson a Abbey, 1985), popřípadě *Prorhinotermes canalifrons*, vlastní pozorování). Dalším faktorem jsou podmínky prostředí (vlhkost, teplota, dostupnost potravy a celková prosperita kolonie), např. u *Coptotermes formosanus* (Waller a La Fage, 1988).

Díky tomu, že jsou vojáci potravně závislí, jsou první obětí hladu, nebo náhlého zhoršení podmínek (Song et al., 2006; Su a La Fage, 1986, vlastní pozorování). Vojáci mohou být buď obou, nebo pouze jednoho pohlaví. U nižších termitů se většinou vyskytují vojáci obou pohlaví (*Cryptotermes*, Muller a Korb, 2008), nicméně u čeledi Termitidae převažují druhy s jednopohlavními vojáky. Důvodem může být pohlavní dimorfismus, kde jedno pohlaví může mít vhodnější rozměry pro roli vojáků (Bourguignon, 2012).

2.17 Polyetismus a zvláštnosti v chování

Různé morfy u vojáků vedou k dělbě rolí - polyetismu. (Noirot a Darlington, 2000). Velikým problémem s výzkumem kastovního polyetismu u termitů je jejich život v kryptických habitatech (Miura a Matsumoto, 1998). Dimorfní vojáci se vyskytují u zástupců podčeledí Rhinotermitinae (*Schedorhinotermes*, Watson 1969; *Dolichorhinotermes*, Engel a Krishna 2007), Termitinae (*Pseudacanthotermes*, Connétable et al., 1999; *Macrotermes*, Noirot a Darlington, 2000; Traniello a Leuthold, 2000) a Nasutitermitinae. Malí vojáci jsou vybaveni chemickou zbraní a jejich role spočívá v aktivní obraně hnízda a doprovázení sběrných družstev. Velcí vojáci zasahují do obrany až když dojde k nejhoršímu a je ohroženo vlastní hnízdo.

U některých zástupců Nasutitermitinae je role velkých vojáků poněkud odlišná - velcí vojáci fungují jako šířitelé alarmu (*Nasutitermes exitiosus*, Kriston et al., 1977). Další rozdělení rolí mezi morfami vojáků je u *Schedorhinotermes lamanianus*. Malí vojáci mají v podstatě funkci „stavbyvedoucích“ - obcházejí dělníky a nutí je ke stavbě galerií směrem ke zdroji potravy. Velcí (major) dělníci jsou zodpovědní za obranu jádra kolonie

a iniciaci shánění potravy (Traniello a Leuthold, 2000).

U druhu *Nasutitermes princeps* různé kasty odpovídají na poplašný feromon rozdílnými způsoby. Ke zdroji signálu jsou přitahováni jak malí vojáci, tak i velcí (starší) dělníci. Zatímco vojáci poté hlídkují kolem zdroje a pátrají po vetřelci, dělníci jsou přitahováni také, ale směřují přímo ke zdroji signálu. Toto chování vede k následujícímu: vojáci mnohem spíše narazí na nepřítele, pokud se tak stane tak ho zalepí sekrecí frontální žlázy a dělníci už znehybněné nepřátele definitivně zneškodní. Mladí dělníci na feromon reagují minimálně (Roisin et al., 1990).

Pohlavní polyetismus je zdokumentován u druhu *Hospitalitermes medioflavus*. Tento druh má trimorfní dělníky, z nichž každý typ má při obstarávání potravy svou funkci. Velcí dělníci slouží jako „nosiči“ (carriers, angl.) potravy v počátečních fázích obstarávání potravy. Malí dělníci mají funkci „kousačů“ (gnawers, angl.). Střední dělníci se věnují oběma aktivitám. Z hlediska pohlaví jsou samci malými dělníky a vojáky, zatímco velcí a střední dělníci jsou samičího pohlaví (Miura et al., 1998).

U čeledi Rhinotermitidae a podčeledí Nasutitermitinae a Termitinae se vojáci podílí i na vyhledávání potravy. Krom obvyklých obranných funkcí mají roli průzkumníků při vyhledávání potravních zdrojů. Toto chování bylo zaznamenáno u následujících druhů: *Prorhinotermes inopinatus* (Rupf a Roisin, 2008), *Nasutitermes corniger* (Traniello, 1981), *Schedorhinotermes lamanius* (Schedel a Kaib, 1987), *Heterotermes tenuis* (Casarin et al., 2008) a *Hospitalitermes medioflavus* (Miura a Matsumoto, 1995). Malá skupina vojáků opouští hnízdo a vyráží „na výzvědy“. V případě kontaktu se zdrojem potravy vyše zpět do kolonie posly a ti „naverbují“ nejprve další vojáky, aby se zajistila ochrana zdroje a následně dělníky, kteří ho obsadí. Naopak u *Reticulitermes flavipes* iniciují sběr potravy dělníci (Reinhard et al, 1997). U druhu *Prorhinotermes simplex* se vojáci podílejí dokonce na evakuaci vajec (Hanus et al., 2006)



Obr. 10: Ukázka dimorfních vojáků u *Dolichorhinotermes longilabius*, použito se souhlasem J. Šobotníka.

2.18 „Osobnost“

Uvnitř populace se jedinci navzájem liší, i když mohou být rozdíly malé. Jedinci jsou vzájemně odlišní nejen morfologicky a zbarvením, ale dají se rozlišit i podle chování (například mírou agresivity). V literatuře tato odlišnost nemá jednotné pojmenování a tak se můžeme setkat s označováním jako: temperament (Pruitt a Riechert, 2012), behaviorální syndrom (Sweeney et al., 2013), personalita (Raele et al., 2010) nebo behaviorální strategie (Verbeek et al., 1994; Bengston et al., 2014).

Behaviorální syndrom můžeme definovat jako soubor vzájemně korelujících behaviorálních znaků (Sweeney et al., 2013). Většina autorů operuje se spektrem majícím dva póly reprezentující dva extrémy určitého chování. Za nejčastější příklad se dá považovat kontinuum „hrdina-zbabělec“ (bold-shy angl.) (Wilson et al., 1993), kdy jeden pól kontinua je k objektu interakce (sexuálnímu partnerovi, predátorovi atd)

mnohem agresivnější, zatímco na druhém pólu jsou jedinci zdrženlivější a méně agresivní. Jedincům z jednoho či druhého konce spektra se obvykle říká behaviorální typy (Bengston et al., 2014; Wolf a Weissing, 2012).

Behaviorální syndrom je přítomný u mnoha skupin organismů – jak obratlovců, tak i bezobratlých. U obratlovců jak u savců (Maher a Burger, 2011), tak i u ptáků (Dingemanse et al., 2003) a ryb (Bell a Sih, 2007). U bezobratlých krom hmyzu (Kortet a Hedrick, 2007) i u pavouků (Johnson a Sih 2007; Pruitt et al., 2011). Individuální variabilita v chování může utvářet vztahy predátor-kořist a může ovlivňovat i celé potravní sítě (Wolf a Weissing, 2012).

Výzkum individuálního chování má tradici zejména o obratlovců (Lott 1984; Maher a Burger 2011), zatímco u bezobratlých je teprve na počátku. I přesto že byla behaviorální komplexita prokázána u řady živočichů, některé otázky stále zůstávají nezodpovězeny (Sih et al., 2004). Kupříkladu se stále musíme zabývat otázkou, je-li behaviorální plasticita dílem genetiky, či fenotypové plasticity. Dalšími problémem může být rozdíl mezi přirozenými a laboratorními podmínkami (Sweeney et al., 2013). Určitě není na škodu při pokusu vytvořit podmínky co nejbližší volné přírodě (Bengston et al., 2014). Otázkou také zůstává, je-li proměnlivost v chování neměnná v závislosti na prostředí. Některé práce tvrdí že ano (Raele et al., 2010), některé naopak že ne (Ruiz-Gomez et al., 2008).

Ze všech těchto prací považuji za nutné zdůraznit studii zabývající se behaviorálním syndromem u sociálního pavouka rodu *Anelosimus* (Therididae, Araneae). V pokusu bylo naznačeno, že v rámci pavoučí „kolonie“ existují jedinci buď se zvýšenou anebo potlačenou agresivitou. Na tom pak závisí jejich „role“ ve společenství (Pruitt et al., 2011)

3. Materiál a metodika

3.1 O rodu *Prorhinotermes*

Rod *Prorhinotermes* patří do čeledi Rhinotermitidae, v rámci které je pro řadu unikátních znaků vyčleňován do samostatné podčeledi Prorhinotermitinae (Quennedey a Deligne, 1975). V rámci nedávných změn nastíněných prací T. Bourguignona se možná přesune do čeledi Serritermitidae (Bourguignon et al., 2015). Rod sdružuje 18 druhů s cirkumtropickým rozšířením, vyskytující se převážně na ostrovech a zřídka na pevninách. To může poukazovat jak na vysokou schopnost disperze, tak i nízkou kompetiční zdatnost. Nejčastěji je nalezneme v mangrovech a příbřežních oblastech. *Prorhinotermes simplex* se vyskytuje od Floridy, přes Kubu, Jamajku po Portoriko (Thompson a Snyder, 1920; Scheffrahn et al., 2003), *Prorhinotermes canalifrons* je rozšířen v oblasti Indického oceánu, *Prorhinotermes inopinatus* se vyskytuje na Nové Guinei a přilehlých ostrovech. Další druhy jsou rozšířené v Jihovýchodní Asii, odkud také rod *Prorhinotermes* pravděpodobně pochází (Emerson, 1955).

Z hlediska hnízdní ekologie patří rod do skupiny „one-piece nesters“ (Noirot a Darlington, 2000). To znamená, že jejich kolonie jsou typicky v jednom kusu dřeva. Dojde-li ale k nedostatku potravy mohou se vojáci a dělníci vydávat do okolí hledat nové zdroje. Pokud je naleznou, může se přesunout buď celá kolonie, nebo její část (Rupf a Roisin, 2008).

Rod *Prorhinotermes* nedisponuje kastou pravých dělníků, o údržbu kolonie se starají pseudergáti (Roisin, 1988). Náleží tedy k lineárnímu typu ontogeneze (Obr. 2). Výskyt náhradních či doplňkových neotenických pohlavních jedinců je velmi častý (Miller, 1942; vlastní pozorování).

Dalším znakem je hlavní složkou obranné produkce frontální žlázy, kterou je (E)-1-nitropentadec-1-en (Ubik a Vrkoč, 1974; Šobotník et al., 2004; Piskorski et al., 2007, 2009), nesmírně unikátní (Buček, osobní sdělení) a velmi toxická nitrosloučenina

(Kuldová et al., 1999). Další složky pak tvoří směs isomerů seskviterpenu α -farnesenu; u *P. canalifrons* byl (E,E)- α -farnesen prokázán jako poplašný feromon (Šobotník et al., 2008a). Neobvyklým je i stopovací feromon, skládající se z diterpenu neocembrenu a nenasyceného alkoholu dodekatrienolu (Sillam-Dussès et al., 2005, 2009; shrnuto v Bordereau a Pasteels, 2011).

Vojáci v kolonii mohou dosahovat značného podílu – až kolem jedné třetiny jedinců (Roisin, 1988; vlastní pozorování). Polymorfismus v kastě vojáka nebyl pozorován, ačkoliv se znatelně liší v tělesných proporcích, kvalitativně se liší pouze počtem antenálních článků, jež odráží instar, ze kterého voják vznikl (Hanus et al., 2006). Jejich mandibuly jsou běžné „sekací-trhací“ (šavlovité) a jako výzbroj jsou doplněny o toxický sekret frontální žlázy. Vzhledem k ekologické strategii, kde hnízdo představuje i zdroj potravy, se vojáci nenacházejí jenom v periferních oblastech, ale i ve středu kolonie. Na základě pokusů zabývajících se mezikoloniální a mezidruhovou agresivitou bylo potvrzeno, že agresivita vůči jedincům jiných druhů je mnohem vyšší a reakce na ní rychlejší (Šobotník et al., 2008b). Druh *P. simplex* je častým objektem prací českých výzkumných týmů, ať už J. Šobotníka, nebo R. Hanuse.



Obr. 11: *Prorhinotermes simplex*, použito se souhlasem J. Šobotníka.

3.2 Chov termitů

Pokusy jsem prováděl na koloniích druhu *Prorhinotermes simplex*. Kolonie pocházejí z Kuby (1964, I. Hrdý), anebo Floridy (2003, J. Křeček). Kolonie jsou umístěny buď ve skleněných akváriích, nebo plastických boxech, ve tmě, teplotě $26^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ a zvýšené vzdušné vlhkosti. Krmeny jsou smrkovým dřevem. Jako substrát je u několika kolonií použit písek, nicméně ten má tendence vysychat mnohem rychleji než aktuální materiál, kterým je termití „stavební hmota“ (takže v podstatě sliny a trus).

Protože se termiti zdržují ve dřevě (v případě že je ho nedostatek, tak i v substrátu), je důležité u pokusných kolonií zajistit přístup k termitům tak, aby je bylo možné snadno odebírat. Proto je koloniím dřevo nabízeno v podobě tenkých plátků o rozměrech uzpůsobených chovné nádobě (boxy jsou menší než akvária, jsou o rozměrech 19x12x9,5 centimetru). Plátky jsou kladeny na sebe, tím se vytváří kompaktní hnízdní prostor a celé hnízdo se tak dá z nádoby celkem šetrně odebrat. Opatrným odebíráním a kontrolou jednotlivých plátků lze získat přístup k celé kolonii.

Pohlavní jedinci se zdržují na omezeném prostoru, ten je většinou nej hustěji osídlený a spolu s nimi se tam nacházejí i vajíčka a první larvální instary. Pro odběr zvířat jsem použil kolonie 3 a 4, lokalizované v našich chovech. Všechny jsou dceřinnými koloniemi Floridské kolonie, dovezené J. Křečkem.

3.3 Získávání pokusných zvířat

Prvním z problémů, se kterým jsem se v rámci práce musel vypořádat, bylo nashromáždění dostatečného množství předvojáků. V rámci bakalářského studia jsem mohl provést „předpokus“ pouze na základě šťastné náhody, kdy se při přípravě pokusu K. Dolejšové povedlo nalézt dostatečné množství předvojáků. Otázka tedy zněla: Jak si obstarat dostatečné množství předvojáků? Řešením nakonec bylo rozebrat celou kolonii a odebrat všechny vojáky kus po kusu a dát kolonii dostatečný čas na produkci předvojáků kteří odebrané vojáky nahradí. Ideální čas na odběr předvojáků je cca 30 dní po zbavení kolonie vojáků. Po uplynutí této doby jsem kolonii opět rozebral a vyčlenil z ní pokusná zvířata. Kolonie samozřejmě za uvedenou dobu vygeneruje nižší počet

čerstvých předvojáků, než byl původní počet vojáků. Odhadem se jedná o třetinu až polovinu tohoto počtu.

3.4 Příprava pokusu

Odebrané předvojáky jsem umístil do petriho misek o průměru 55 milimetrů. Jako substrát mi posloužil navlhčený filtrační papír (Whatman 1, popřípadě Fischer Scientific). Vzhledem k tomu, že voják je potravně nesamostatný jsem do každé misky přidal po pěti pseudergátech za účelem péče o pokusné zvíře. Číslo pět se ukázalo jako nejvhodnější vzhledem k eventuální mortalitě zvířat. Misky samotné byly po dobu pokusu umístěné ve stejných podmínkách jako ostatní kolonie.

V průběhu pokusu jsem zjistil, že je termitům potřeba zajistit optimální vlhkost. Ta je nesmírně důležitá pro správný průběh svlékání do stádia vojáka. Misky jsem proto umístil do plastového boxu vystlaného navlhčenými papírovými kuchyňskými utěrkami. Misky krom „ubytování“ sloužily i jako „arény“ pro vlastní pokus.

V průběhu pokusu jsem misky kontroloval každý den do doby, než se svlékl poslední z pokusných jedinců, poté se interval mohl prodloužit na období oddělující nahrávací dny (viz dále v textu). Pokud se předvoják po celou dobu pokusu nesvlékl, byl z něj vyřazen. Účelem kontroly bylo ověřit, zda-li se pokusná zvířata svlékla, dále kontrola vlhkosti a (nejen) s ní spojená případná výměna filtračního papíru a odběr případných mrtvých jedinců.

Samozřejmě že petriho miska s filtračním papírem neodpovídá přírodním podmínkám, nicméně je to pravděpodobně nejlepší kompromis kterého jsem mohl dosáhnout pokud jsem chtěl studovat individuální jedince. Navíc i v petriho miskách si termiti mohou v rámci možností připadat „pohodlně“ - pakliže se papír nějakou dobu nevymění, začnou se přesouvat pod něj, obzvláště v případě že se mi ho nezdařilo umístit přesně a vytvořil se na něm nějaký záhyb který pak termitům suploval galerii. Nicméně jakkoliv pohyb směrem pod papír vyhovoval termitům tak pro účely mého pokusu byl naprosto nežádoucí. Proto jsem měnil papír pokaždé, kdy jsem si podobného problému všimnul.

Vinou zvýšené mortality musel pokus probíhat ve dvou bžích – při prvním dosáhla

mortalita zhruba 70 %, ve druhém už se ustálila na pro pokus vhodnějších 30 %. Zejména zpočátku byla mortalita způsobena nešetrným zacházením s termity v důsledku lidského faktoru, nicméně tento problém je řešitelný.

Větším problémem bylo několik následujících faktorů. Zaprvé úmrtnost vinou neoptimální vlhkosti v prostředí. Zejména v prvním běhu pokusu jsem hledal optimální vlhkost pro svlek, druh *P. simplex* je poměrně tolerantní ke zvýšené vlhkosti, ale jakmile na stěnách petriho misky začíná kondenzovat voda, je to signál pro výměnu papíru.

Druhým problémem se ukázal kanibalismus z důvodu nedostatku dusíku. Jak jsem zmínil v teoretickém úvodu, vojáci jsou první, kteří jsou v tomto případě zkonsumováni. Poněkud zvláštní mi přišlo, že v tomto případě začali dělníci často konzumaci vojáka od nejsklerotizovanějšího místa na těle vojáka – mandibul.

Poměrně zajímavým problémem byla interakce s cizorodými organismy. Filtrační papíry v miskách mohly být kontaminovány nežádoucí plísní. Zpozorování plísně vedlo k okamžité výměně papíru. Dalšími návštěvníky byli obtížně zpozorovatelní nspecifikovaní roztoči. Na jejich přítomnost jsem přišel až při současně probíhajícím pokusu na *P. canalifrons*, nicméně údajně jsou neškodní (Šobotník, osobní sdělení).

Pravděpodobně největší počet úmrtí se potom dá objasnit jako úmrtí způsobená stresem. Přeci jen design pokusu separoval zvířata do poměrně malých skupin, což pro ně není přirozené. Navíc se s nimi často manipulovalo, což jejich klidu také nepříspělo.

Jako protivníka zkoumaných vojáků jsem použil druh *Reticulitermes flavipes* (dříve *santonensis*), drobnějšího evropského zástupce čeledi Rhinotermitidae. Pro pokus jsem odebíral dělníky z velice vitální kolonie původem z Francie, lokalizované také v našich chovech. Kolonie je v akváriu o rozměrech 50x25x25 centimetrů a početnost zvířat nejspíš přesahuje deset tisíc jedinců. Byli chováni také v petriho misce, ale díky vitalitě jejich kolonie a jejich vysoké úmrtnosti byli odebíráni v průběhu pokusu.



Obr. 12: Reticulitermes flavipes, použito se souhlasem J. Šobotníka.

V tuto chvíli jsem musel řešit otázku odlišení protivníka od pokusných zvířat. Jednoznačně nejjednodušším řešením se ukázalo značení lihovým značkovačem Centropen permanent.. Poté co jsem v předpokusu neúspěšně zkoušel značkovat pokusné vojáky jsem přešel na značení protivníků. Zprvce to usnadnilo následné hodnocení videí a zadruhé to omezilo mortalitu pokusných zvířat – ovšem za cenu mortality protivníků. Při značení občas dojde k nehodě, neboť značkování drobných, křehkých a ještě ke všemu pohybujících se zvířat není úplně snadné. Navíc líh není úplně prospěšný termitům zdraví.



Obr. 13: Vlevo předvoják, vpravo čerstvě svlečený voják, použito se souhlasem J. Šobotníka.

3.5 Vlastní pokus

Pokus by měl co nejvíce vyhovovat cílům určeným v úvodu práce. Uspořádání pokusu tedy bylo následující. Jakmile jsem při kontrole zvířat narazil na čerstvě svlečeného vojáka, byl připravený k nahrávání.

Než byla zvířata nahrávána, byla umístěná v druhé části našich chovů, uzpůsobené k natáčení behaviorálních pokusů - místnost je vybavena červeným světlem. To umožňuje pořízení audiovizuálního záznamu, ale zvířata jím nejsou rušena. Jen podmínky jsou poněkud odlišné od hlavních chovů (z důvodu nedostatku prostoru se v místnosti drží kolonie na teplotu náročnějších druhů) – teplota je zde kolem $28^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$. Aby se zkoumaná zvířata před nahráváním uklidnila, byla ponechána v klidu po dobu deseti až patnácti minut před vlastním nahráváním.

V průběhu pokusu se ukázalo být lepším ponechat misky umístěné tak, aby se s nimi takřka nemuselo hýbat. Po ukončení klidu byl do misky vhozen protivník a miska byla po dobu deseti minut nahrávána. Po ukončení nahrávání byl protivník (nebo jeho ostatky) z misky vráceny zpět mezi ostatní protivníky. Nahrávání bylo opakováno ještě třikrát. Třetí, šestý a dvanáctý den po svleku. K tomuto časovému rozdělení jsme dospěli po dohodě se školitelem po jeho předchozích pozorováních.

Jako kontrolní skupina byli vybráni dospělí vojáci z kolonie číslo 5. Průběh pokusu zůstal nezměněný, nahrávky byly opět zaznamenány „první“ den a následovaly další, které odpovídaly třetímu, šestému a dvanáctému dni. Množství kontrolních jedinců odpovídá počtu pokusných zvířat, u kterých se podařilo zaznamenat všechny nahrávací dny (tzn že v průběhu pokusu nepošla).

K nahrávání jsem používal digitální zrcadlovku Canon EOS 6D vybavenou makroobjektivem Canon EF 180mm f/3.5L USM Macro Lens, ale pro opakování pokusu by byl vhodný jakýkoliv digitální fotoaparát/kamera umožňující makrosnímky. Samozřejmostí je použití stativu.

3.6 Analýza dat

Získané nahrávky jsem analyzoval vizuálně bez použití specializovaného softwaru. K přehrávání nahrávek jsem používal běžně dostupný přehrávací program VLC media player.

Zaznamenával jsem čtyři různé druhy chování. útěk, ignoraci, zájem a útok. Jako útěk jsem definoval reakci kdy po antenaci protivníka voják provedl „otočku do U“ (U-turn angl.) směrem od protivníka. Definice ignorace je více než na snadě, po antenaci neproběhl žádný další kontakt a zvířata se minula. Jako zájem popisuji prodlouženou antenaci, případně doplněnou o „šťouchání“ do protivníka, v tomto případě po ztrátě kontaktu voják hledá protivníka trhavými pohyby hlavou ze strany na stranu a kličkováním. Útokem se rozumí útok mandibulární zbraní, který je ze záznamů velice dobře patrný. Voják při něm překříží mandibuly a poskočí dopředu.

Pro účely dalšího hodnocení jsem útěk a ignoraci zahrnul do kategorie pasivních interakcí a zájem s útokem do kategorie interakcí agresivních. Při hodnocení jsem pak zkoumal poměr agresivních reakcí a dále podíl vlastních útoků na agresivních reakcích. Z hodnocení byly vyřazeny nahrávky vojáků, kteří se nedožili konce pokusu, nebo byli významným způsobem poškozeni. Vyhodnocená data jsem zanesl do tabulky (viz příloha).

Data z tabulky jsem hodnotil pomocí generalizovaného lineárního modulu kvazibinomické roviny v programu R. Pro vytvoření některých demonstračních grafů jsem si vystačil s aritmetickými průměry.

Obr. 14 (na další straně): Obrázek z hodnocení videa, v černých kroužcích jsou pseudergáti, v zeleném je protivník a v červeném pokusné zvíře. (Zde se omlouvám za kvalitu, ale záznam není dostatečně kvalitní k obrazové reprodukci)



4. Výsledky

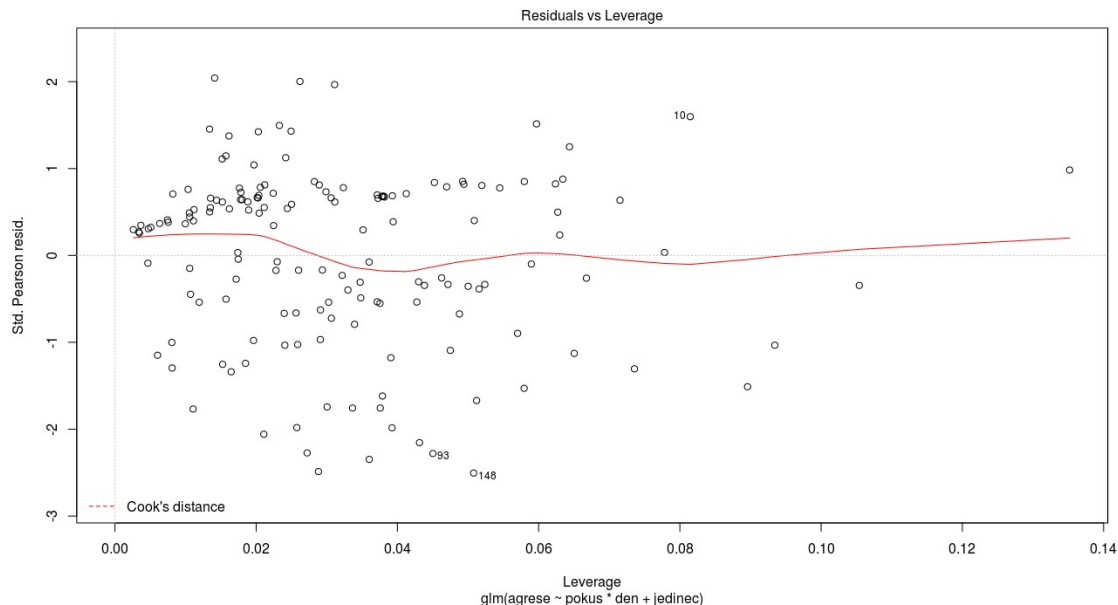
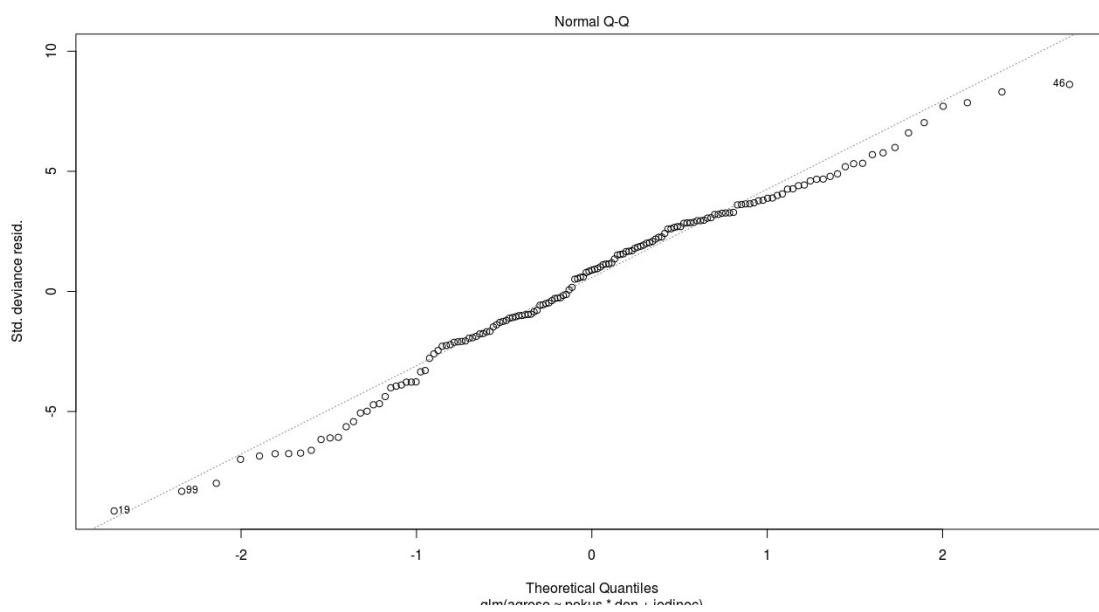
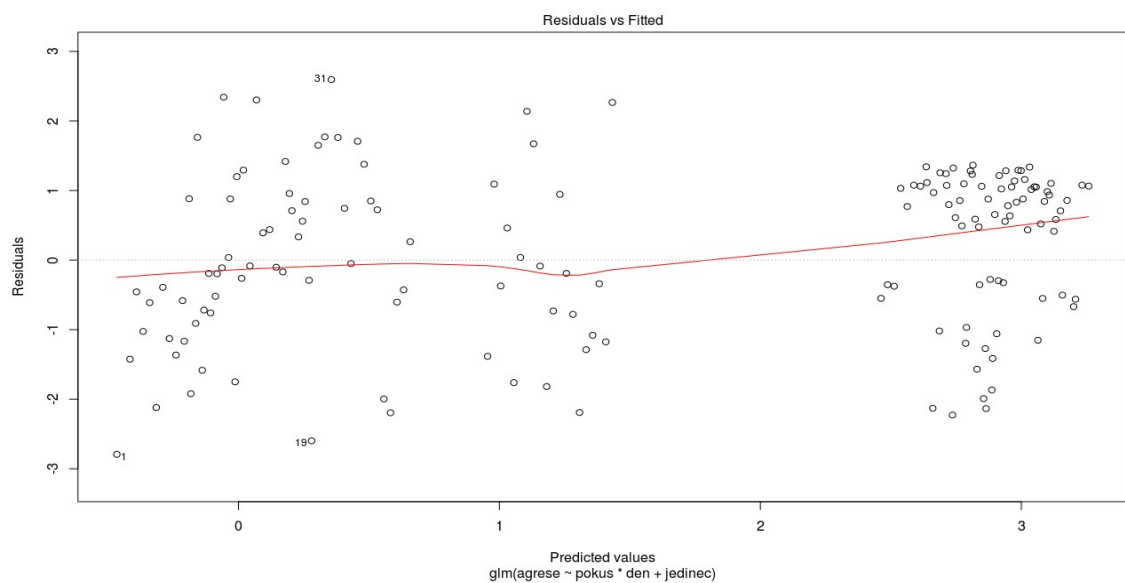
Z lineárního modelu vychází několik závěrů, které jsou poměrně jasné.

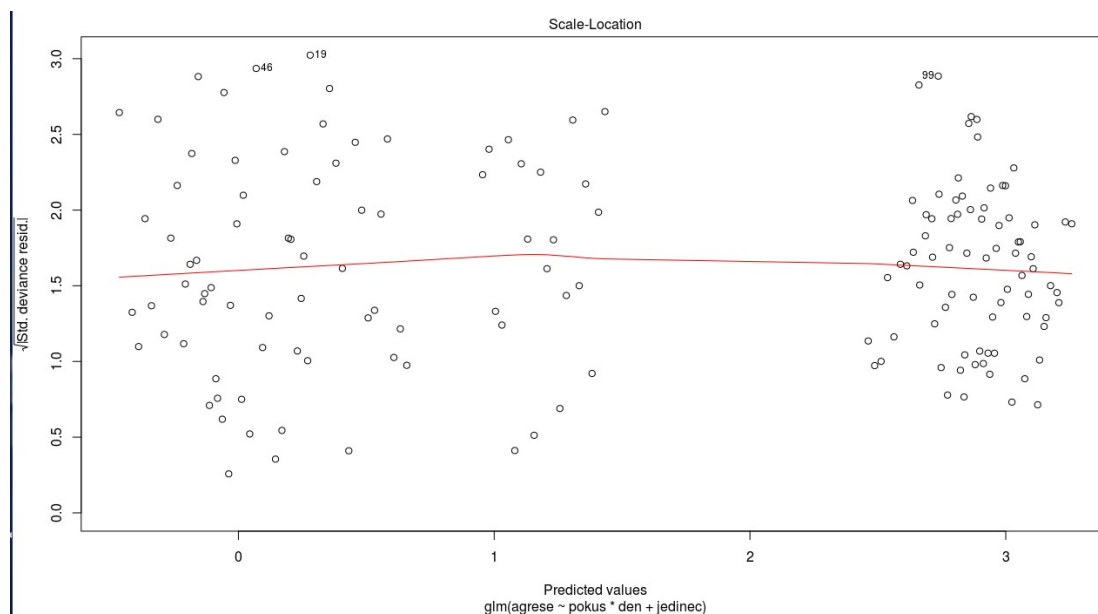
Podle očekávání jsou pokusní jedinci prokazatelně méně agresivní, než kontrolní. Dalším z výsledků, který se dal očekávat bylo, že pokusným jedincům od svleku roste agresivita.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	2.28017	0.48224	4.728	5.18e-06 ***
pokusP	-2.90024	0.41425	-7.001	7.93e-11 ***
den	-0.02887	0.04227	-0.683	0.49562
jedinec	0.02517	0.01244	2.023	0.04482 *
pokusP:den	0.15801	0.04669	3.384	0.00091 ***

Tab 1: První z tabulek lineárního modelu – agresivní interakce.

V diagnostických grafech je poměrně zřetelně patrné, že model na data opravdu „sedl“.





Obr. 15,16,17,18: Diagnostické grafy k modelu agresivity z programu R

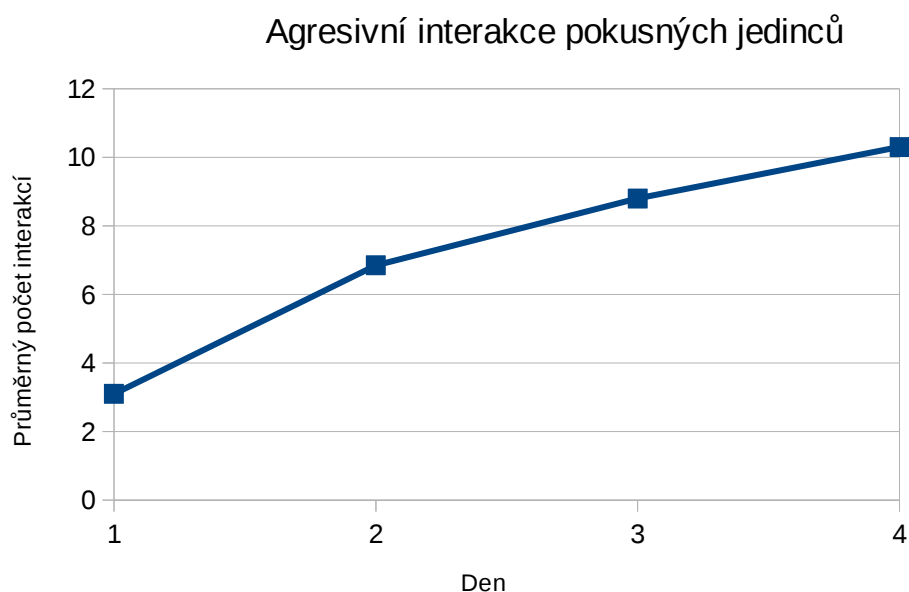
Jak je patrné z diagnostických grafů, data se dají považovat za odpovídající normálnímu rozdělení. Diagnostické grafy k modelu útoků jsou přiloženy v příloze.

Vlastní útoky byly porovnávány stejným způsobem. Z výsledné tabulky to vypadá, že by pokusní jedinci měli v případě agresivní reakce útočit častěji.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-0.039446	0.519778	-0.076	0.9396
pokusP	-2.518578	0.555921	-4.530	1.21e-05 ***
den	0.008027	0.026759	0.300	0.7646
jedinec	0.008027	0.016358	-2.530	0.0125 *
pokusP:den	0.079114	0.052431	1.509	0.1335

Tab. 2: Tabulka z lineárního modelu k vlastním útokům.

Jakmile jsem ale v lineárním modelu započítal jedince jako faktor, tak byla tato teorie vyvrácena. Bylo to způsobeno jedincem 28 (kontrolním jedincem K8), který byl výjimečně agresivní a dále v diskuzi se k němu několikrát vrátím. Tabulky s jedincem jako faktorem jsou rovněž uvedeny v příloze.

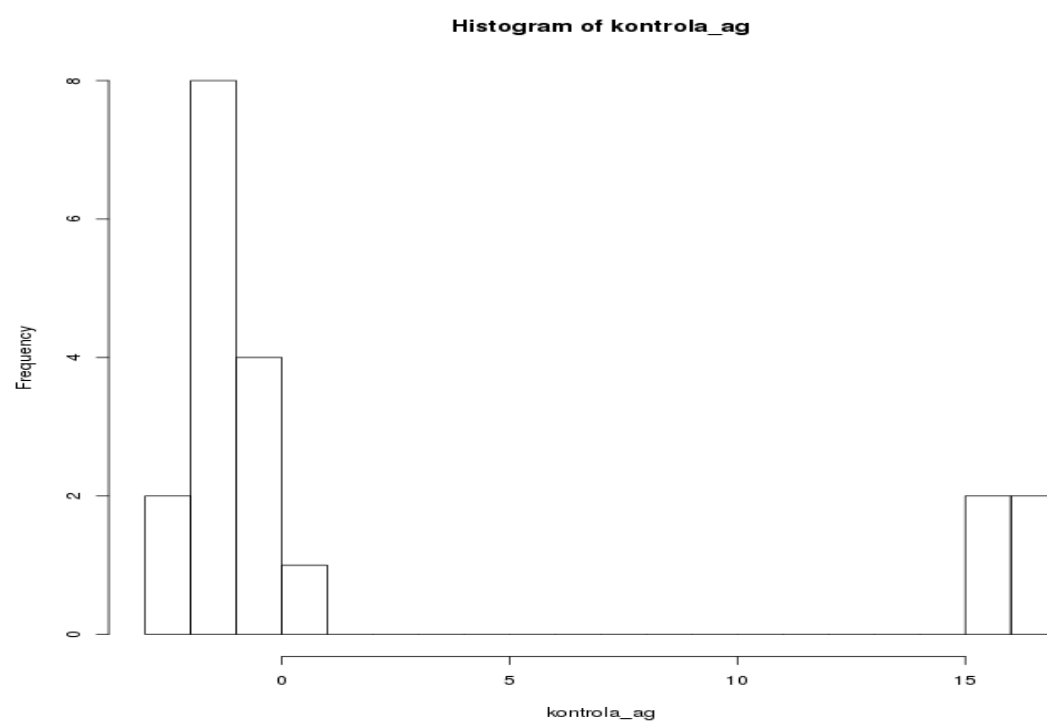
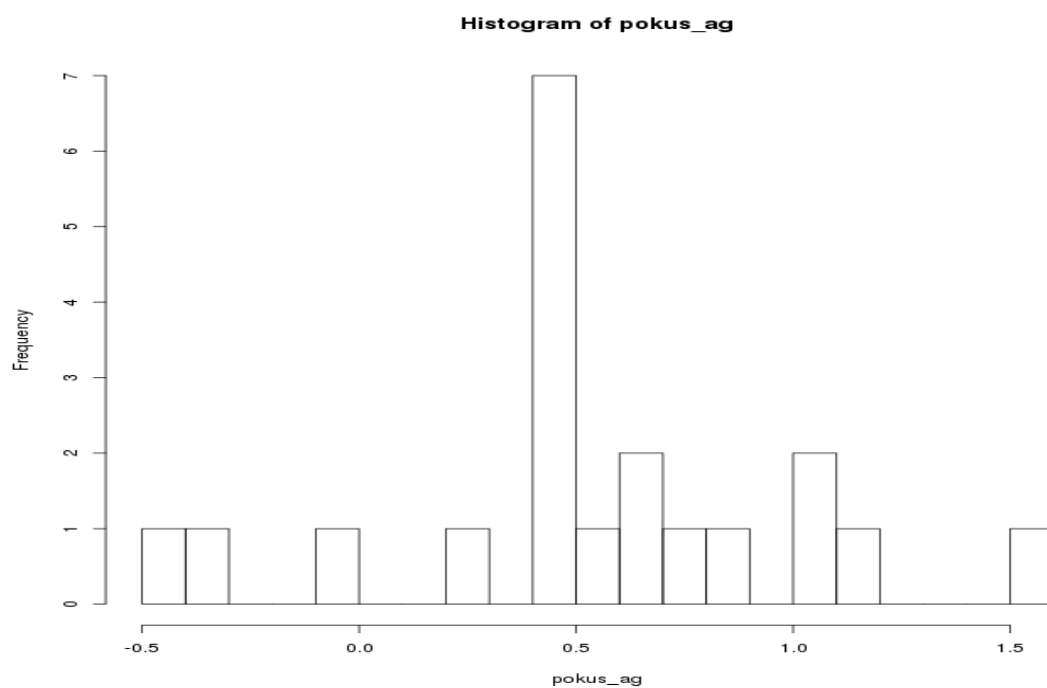


Obr.19: Zprůměrovaný růst agresivity u pokusných jedinců.

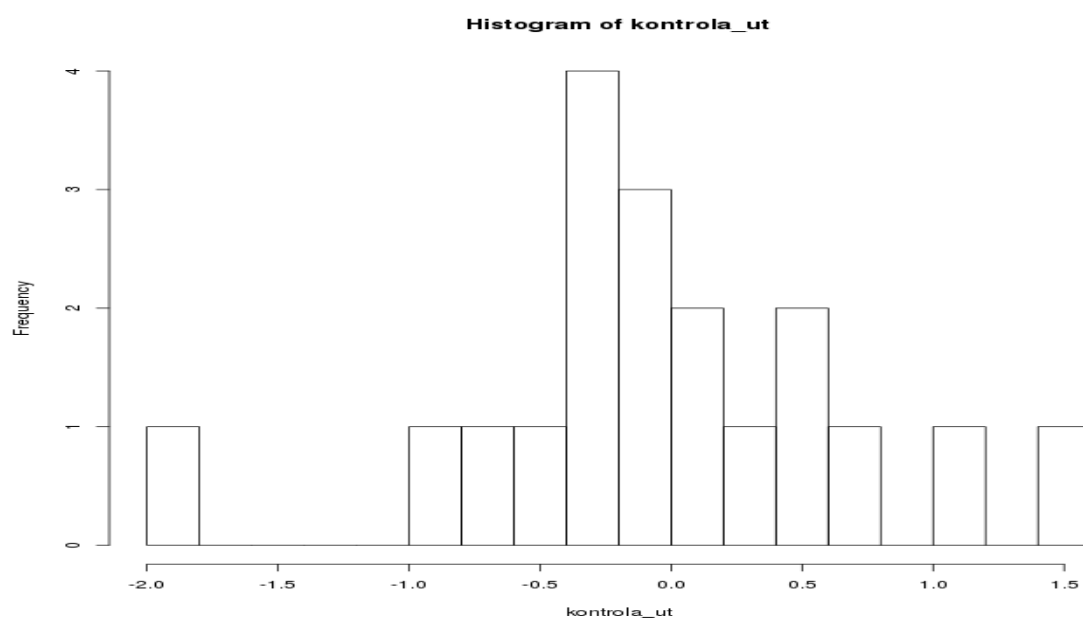
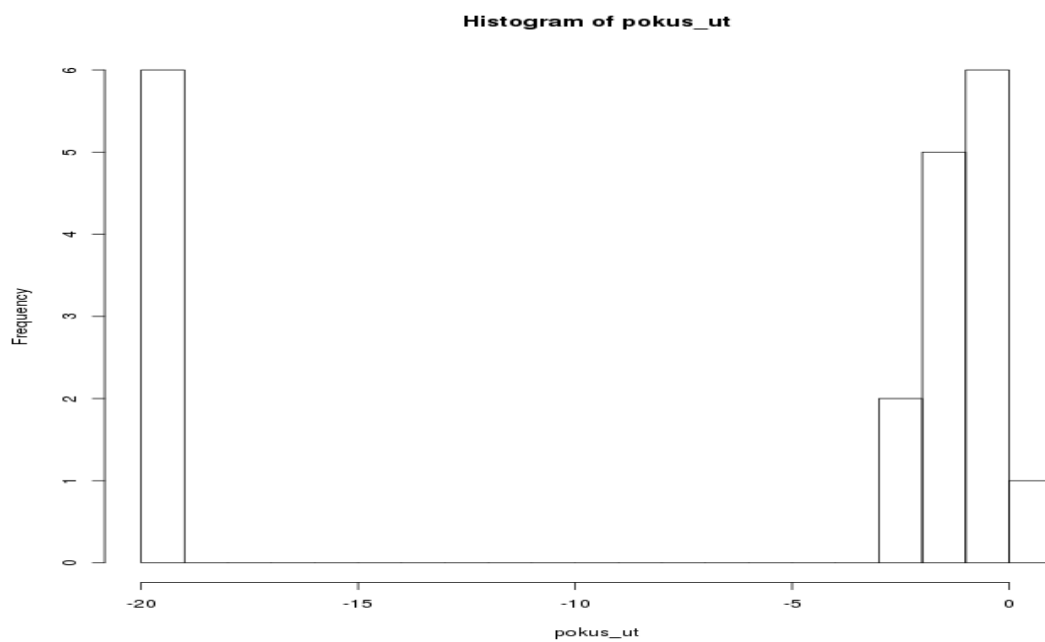
V případě růstu agresivity u pokusných jedinců jsem si vystačil s aritmetickými průměry. Poměrně výrazný vzestup agresivity je mezi prvním a třetím dnem, poté již vzestup tak výrazný není.

Za zásadní bych považoval histogramy, které ukazují distribuci agresivních interakcí a útoků napříč oběma skupinami. Jak pokusnými jedinci, tak dospělými vojáky.

V nich se ukazuje, že se v jednotlivých skupinách dají najít dvě skupiny. U každé je to poněkud odlišné a nad důvodem se pokusím zamyslet v diskuzi.



Obr. 20, 21: Histogramy porovnávající zastoupení agresivních interakcí



Obr. 22, 23: Histogramy porovnávající zastoupení vlastních útoků

5. Diskuze

Na základě dosažených výsledků jsem se pokusil zformulovat odpovědi na otázky, vytyčené v úvodu práce. Hned z úvodu musím ještě jednou připomenout, že se jedná o „pionýrskou“ práci a proto k diskuzi používám spíše nepřímá porovnání. Použitá metodika je tedy výsledkem práce způsobem pokus – omyl. Přesto se domnívám, že v průběhu pokusu jsem našel způsob, který už je vyhovující a přináší uspokojivé možnosti zaznamenání individuálního chování jednotlivých vojáků.

5.1 Mapování vývoje

Vlastní stádium předvojáka trvá u druhu *P. simplex* zhruba 14 dní (Hanus et al., 2006). Při vlastním pokusu jsem si tato data sám ověřil. Samozřejmě se v obou bězích pokusu vyskytli jedinci, kteří se buď nesvlékli vůbec, nebo se značným zpožděním. Ti byli samozřejmě vyřazeni.

Po svleku už jsem se mohl naplo věnovat zaznamenávání chování vojáků. Bohužel ne po celou dobu, protože nahrávání každý den by jen přispělo ke stresu zvířat a pravděpodobně by vedlo ke zvýšení mortality.

V první den byla zvířata veskrze pasivní v porovnání s ostatními dny. Přeci jen, zvířata ještě nejsou plně sklerotizovaná což je mimo jiné vidět i na odstínu hlavy a červených mandibulách. Přesto se již první den zvířata různila alespoň v počtu interakcí označených jako „zájem“ (prodloužené antenace doprovázené „šťoucháním“). Pasivní interakce ale krom vojáka 12 (v průběhu pokusu D-21) převažovaly nad agresivními..

Třetí den se vyznačuje růstem agresivity zvířat. Zdá se, že právě třetí den by mohl být tím, kde dochází k definitivnímu „zostření“ vojákova chování. Přesto zvířata stále neútočí nijak často. Při analýze videí jsem narazil na zvláštní fenomén. U nemalého počtu zvířat třetí den na vetřelce útočili i pseudergáti. Nejsem si zcela jistý, mohu-li to považovat za pobízení vojáka k útoku. Je ale zvláštní, že k tomuto chování docházelo téměř výhradně ve třetí den.

Šestý den nebyl nijak výjimečný. Zvířata byla pouze opět o něco víc aktivní co se týká agresivních interakcí.

V nahrávkách z dvanáctého dne už můžeme vidět „hotové“ vojáky. Troufám si to tvrdit i proto, že se u nich projevovaly různé druhy chování, které by bylo obtížné zaznamenat do statistiky, přesto jsem je ale poznamenal do tabulky primárních dat (viz příloha). Jedná se buď o šíření poplachu vibracemi, nebo takzvaným „utíráním“. „Utírání“ se projevovalo tak, že voják po útoku třel mandibulami o podklad. Vzhledem k povaze chování nemám tušení k čemu by mohlo sloužit. Mohu se pouze domnívat že by mohlo mít souvislost s nějakým způsobem šíření poplachu. Snad jedinou „vadou na kráse“ je, že ani dvanáctý den se žádnému z vojáků nepodařilo oponenta zabít. (Ne že bych toužil po násilí a smrti jak by se mohlo zdát. Přeci jen by vědecká práce měla být seriózní. Přeci jenom mi ale přijde, že zabíjení vetřelců by mělo být „náplní práce“ vojáků.)

U kontrolního vzorku dospělých vojáků se žádné signifikantní rozdíly mezi dny neprojevyly. První den byli o něco více agresivní, ale to bych přičítal tomu, že byli čerstvě extrahováni z kolonie a ještě nebyli tolik zatíženi provizorními podmínkami v petriho misce.

5.2 „Bod zlomu“

Pravděpodobně jediný z cílů vytyčených v úvodu který nevyšel průkazně. Může se zdát, že by to mohl být třetí den, ale podle mého by bylo potřeba do porovnání započítat minimálně jeden další faktor – produkce (E)-1-nitropentadec-1-enu. Bohužel, diskuze se školitelem na toto téma mě utvrdila v tom, že se jedná o nereálný úkol. Přijde mi zajímavé, že třetí den tak trochu koreluje s poznatky kolegy M. Kotyka při pozorování samic švábů, kde pro zlom také určil třetí den po svleku (Kotyk, 2014). To ale nejspíš nemohu brát jako relevantní fakt i přes relativní taxonomickou blízkost švábů a termitů.

5.3 Porovnání chování mezi dospělci a pokusnými zvířaty

Krom již zmíněné vyšší agresivity odlišuje dospělé vojáky od pokusných jedna zásadní věc. Dospělí vojáci byli velice často schopní protivníka zabít. Nepřišel jsem na způsob, jak tento fakt statisticky zohlednit, nicméně by bylo asi vhodné toto začlenit do příštích pokusů. Někteří vojáci to totiž stihli velice záhy po kontaktu s protivníkem a celé pozorování a zaznamenávání interakcí skončilo velice rychle.

Ve zneškodnění protivníka hraje zcela určitě roli (E)-1-nitropentadec-1-en. U většiny zabítí totiž nedošlo k překousnutí protivníka. I díky tomuto faktu si můžeme uvědomit jak důležité jsou pro termity chemické obranné látky. Díky absenci očí voják nemůže své výpady přesně zaměřit a přítomnost jedu pomáhá zvýšit jeho efektivitu.

Jinak i dospělí vojáci vykazovali šíření vibračního alarmu a „utírání“.

V jednom případě se stalo, že již zraněného protivníka usmrtili pseudergáti.

Bohužel při nahrávání kontrolních jedinců jsem se nevyhnul jednomu z problémů zmíněném v metodice práce. Vzhledem k tomu, že kontrolní zvířata byla nahrávána ve velkých množstvích naráz, stály petriho misky dlouho v chovech bez ochrany poskytnuté boxem pro úschovu petriho misek. Při delším pobytu ve zvýšené teplotě docházelo k vysychání misek a tím také k odchlípnutí filtračního papíru. Proto jsem se nevyhnul pozorováním, kde se buď voják, nebo oponent, celou dobu schovával pod filtračním papírem. V některých případech pod filtračním papírem skončili oba. V tom případě se dala alespoň zaznamenat smrt protivníka, pokud k ní došlo. Na druhou stranu jsem v jednom případě mohl sledovat, jak voják bránil škvíru mezi filtračním papírem a miskou. To se mohlo alespoň vzdáleně blížit přirozené situaci.

5.4 Polyetismus/individualita

Z výsledků je jasné patrné, že mezi jedinci tu nějaké rozdíly jsou. Je otázkou, dají-li se zařadit do kategorie polyetismu, nebo se mají porovnávat spíše s pracemi zabývajícími se behaviorálním komplexem/bold-shy kontinuem.

V první řadě pravděpodobně každého zarazí, že dvě skupiny vznikly u pokusných zvířat a u dospělých vojáků pokaždé u jiného atributu. Zatímco dospělí vojáci se lišili v

zastoupení agresivních reakcí, u pokusných byl výraznější rozdíl v zastoupení útoků. Domnívám se, že by to mohlo být způsobeno tím, že dospělí vojáci už budou útočit v každém případě (je jen otázkou jestli více, nebo méně), zato u „čerstvých“ vojáků ještě nejsou útoky tak časté. Naopak jejich celková agresivita je v souhrnu poměrně nízká. Ostatně skupina, vyčleněná mezi pokusnými jedinci v histogramu neútočila vůbec.

V potaz se musí vzít statisticky nezaznamenané druhy chování a události. Jak už bylo řečeno výše, nebyl jsem schopný se vypořádat s parametrem „zabití“. V pokusu ho byli schopni pouze vojáci z kontrolní skupiny. Zde možná nějaká souvislost s agresivitou existovat může. Nejúčinnější „bijec“ (z hlediska rychlosti zabítí ve všech čtyřech případech) je již ve výsledcích zmíněný jedinec 28 (voják K-8).

Dalšími druhy chování doprovázející předem určené čtyři interakce byly již také zmíněné v textu – šíření vibračního alarmu a otírání mandibul o podklad. Jaká je ale jejich distribuce mezi jedinci v rámci pokusu? U obou druhů chování se zdá být distribuce náhodná, je ale možné že mi nějaká souvislost mohla uniknout.

Pro případné navazující pokusy by bylo pravděpodobně vhodné porovnat také pohlaví jedinců. V současně probíhajícím pokusu na *P. canalifrons* už jsem k této metodě přistoupil, nicméně zatím nevím, jestli při rozdělení vojáků bude jejich pohlaví hrát roli. Rozhodně jsem ale toho názoru, že to pro další studie bude přínosné.

Jak ale odchylky mezi jednotlivci definovat? Osobně bych se klonil spíš k zařazení tohoto chování do bold-shy kontinua (Wilson et al., 1992). Vezmeme-li ale tyto rozdíly do důsledku a vezmeme v úvahu eusociální podobu termitího společenství, můžeme vlastně mluvit i o polyetismu. „Hrdinové“ a „zbabělci“ totiž budou vykazovat jiné chování.

V tuto chvíli je potřeba se zamyslet nad tím, k čemu může být takové rozdělení dobré. V literatuře není mnoho k porovnávání, snd jen článek Pruiita a kolektivu (2011) zmíněný v kapitole o osobnosti. V článku je mimo jiné naznačeno, že při společném soužití mají jak „hrdinové“, tak i „zbabělci“ shodnou reprodukční fitness, ale osamoceně jsou na tom „hrdinové“ mnohem lépe. Pouze na základu rozdílu v agresivitě si subsociální (!) pavouci rozdělí role a agresivnější jedinci se starali o lov potravy, zatímco ti více „holubičí“ udržovali společnou síť. Toto rozdělení dává smysl a je pro pavouky výhodné. Proto je až s podivem, že o podobném rozdělení rolí neexistuje více článků.

Pro eusociální společenstva se mi toto rozdělení zdá ještě vhodnější, než pro subsociální pavouky. Agresivní vojáci budou prvními, co se vyrojí na nepřítele, vyskytne-li se v perimetru hnízda. Samozřejmě ale také poroste pravděpodobnost, že v boji s nepřáteli zahyne. Obezřetnější vojáci poté mohou sloužit jako „rezervní složky“. Ty se mohou stát důležitými zejména v případě, že na kolonii udeří obzvlášť silný útok při kterém přijde o život větší část „vojska“.

Bohužel porovnávání chování těchto jedinců v kontextu celého jejich života a v rámci jejich lokalizace na různých úkolů v kolonii není s nejvyšší pravděpodobností možná.

5.5 Další směřování

Na tématu je ještě mnoho práce. Krom probíhajícího pokusu na *P. canalifrons* bych ještě rád provedl alespoň jeden další běh pokusu na druhu *P. simplex*. V případě, že všechna data budou potvrzovat existenci kontinua „hrdina-zbabělec“ lze uvažovat i na pokusech s dalšími druhy s monomorfickými vojáky (z druhů umístěných v našich chovech mě napadá druh *Neotermes cubanus*).

6. Seznam použité literatury:

- ADAMS, Eldridge S. Nest-mate recognition based on heritable odors in the termite *Microcerotermes arboreus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1991, 88.5: 2031-2034.
- AHMAD, M. The soldierless termite genera of the Oriental region, with a note on their phylogeny (Isoptera: Termitidae). *pakistan Journal of Zoology*, 1976, 8: 105-123.
- BAGINE, Richard KN; BRANDL, Roland; KAIB, Manfred. Species delimitation in *Macrotermes* (Isoptera: Macrotermitidae): Evidence from epicuticular hydrocarbons, morphology, and ecology. *Annals of the Entomological Society of America*, 1994, 87.5: 498-506.
- BAGNÈRES, A.-G.; RIVIÈRE, G.; CLÉMENT, J.-L. Artificial neural network modeling of caste odor discrimination based on cuticular hydrocarbons in termites. *Chemoecology*, 1998, 8.4: 201-209.
- BAGNERES, Anne-Genevieve, et al. Interspecific recognition among termites of the genus *Reticulitermes*: Evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. *Journal of Chemical Ecology*, 1991, 17.12: 2397-2420.
- BANDI, Claudio; SACCHI, Luciano. Intracellular symbiosis in termites. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer Netherlands, 2000. p. 261-273.
- BARBOSA, José Renato Chagas. *SISTEMA DE CASTAS DE Serritermes serrifer (ISOPTERA: SERRITERMITIDAE)*. 2012. PhD Thesis. Universidade de Brasília.
- BELL, Alison M.; SIH, Andrew. Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 2007, 10.9: 828-834.
- BELL, William J.; ROTH, Louis M.; NALEPA, Christine A. *Cockroaches: ecology, behavior, and natural history*. JHU Press, 2007.

- BENGSTON, Sarah E.; PRUITT, Jonathan N.; RIECHERT, Susan E. Differences in environmental enrichment generate contrasting behavioural syndromes in a basal spider lineage. *Animal Behaviour*, 2014, 93: 105-110.
- BIGNELL, David E. Morphology, physiology, biochemistry and functional design of the termite gut: an evolutionary wonderland. In: *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer Netherlands, 2011. p. 375-412.
- BIGNELL, David E., et al. Termites as mediators of carbon fluxes in tropical forest: budgets for carbon dioxide and methane emissions. *Forests and insects*, 1997, 109-134.
- BIGNELL, David E.; EGGLETON, Paul. Termites in ecosystems. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer Netherlands, 2000. p. 363-387.
- BILLEN, Johan; JOYE, Lieve; LEUTHOLD, Reinhard H. Fine structure of the labial gland in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Acta zoologica*, 1989, 70.1: 37-45.
- BINDER, Bradley F. Intercolonial aggression in the subterranean termite *Heterotermes aureus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Psyche: A Journal of Entomology*, 1988, 95.1-2: 123-137.
- BORDEREAU, C., et al. Suicidal defensive behaviour by frontal gland dehiscence in *Globitermes sulphureus* Haviland soldiers (Isoptera). *Insectes Sociaux*, 1997, 44.3: 289-297.
- BORDY, E. M., et al. Possible trace fossils of putative termite origin in the Lower Jurassic (Karoo Supergroup) of South Africa and Lesotho. *South African Journal of Science*, 2009, 105.9-10: 356-362.
- BOURGUIGNON, Thomas, et al. Developmental pathways of *Glossotermes oculatus* (Isoptera, Serritermitidae): at the cross-roads of worker caste evolution in termites. *Evolution & development*, 2009, 11.6: 659-668.
- BOURGUIGNON, Thomas, et al. Developmental pathways of *Psammotermes hybostoma* (Isoptera: Rhinotermitidae): old pseudergates make up a new sterile caste. 2012.
- BOURGUIGNON, Thomas, et al. The evolutionary history of termites as

inferred from 66 mitochondrial genomes. *Molecular biology and evolution*, 2015, 32.2: 406-421.

- BOURGUIGNON, Thomas, et al. Towards a revision of the Neotropical soldierless termites (Isoptera: Termitidae): redescription of the genus *Anoplotermes* and description of *Longustitermes*, gen. nov. *Invertebrate systematics*, 2010, 24.4: 357-370.
- BUSCHINI, Maria Luisa T.; LEONARDO, Ana Maria C. Agonistic behavior of *Nasutitermes* sp.(Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 2001, 399-406.
- CANCELLO, Eliana M.; DESOUSA, Og. A new species of *Glossotermes* (Isoptera): reappraisal of the generic status with transfer from the Rhinotermitidae to the Serritermitidae. *Sociobiology*, 2005, 45.1: 31-52.
- CASARIN, Fabiana Elaine; COSTA-LEONARDO, Ana Maria; ARAB, Alberto. Soldiers initiate foraging activities in the subterranean termite, *Heterotermes tenuis*. *Journal of Insect Science*, 2008, 8.1: 2.
- CLEMENT, Jean-Luc; BAGNERES, Anne-Genieve. Nestmate recognition in termites. *Pheromone Communication in Social Insects*. Westview Press, Boulder, CD, 1998, 126-155.
- CLÉMENT, Jean-Luc. OPEN AND CLOSED SOCIETIES IN RETICULITERMES TERMITES (ISOPTERA, RHINOTERMITIDAE)-GEOGRAPHIC AND SEASONAL-VARIATIONS. *Sociobiology*, 1986, 11.3: 311-323.
- COATON, W. G. H. *Five new termite genera from south West Africa (Isoptera: Termitidae)*. 1971.
- CONNETABLE, Sophie, et al. Vibratory alarm signals in two sympatric higher termite species: *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae). *Journal of insect behavior*, 1999, 12.3: 329-342.
- COOPER, C. E.; WITHERS, P. C. Termite digestibility and water and energy contents determine the water economy index of numbats (*Myrmecobius fasciatus*) and other myrmecophages. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2004, 77.4: 641-650.

- COSTA-LEONARDO, Ana M.; CASARIN, Fabiana E.; LIMA, Juliana T. Chemical communication in Isoptera. *Neotropical Entomology*, 2009, 38.1: 1-6.
- COSTALEONARDO, A. M.; KITAYAMA, K. FRONTAL GLAND DEHISCENCE IN THE BRAZILIAN TERMITE SERRITERMES-SERRIFER (ISOPTERA, SERRITERMITIDAE). *Sociobiology*, 1991, 333-338.
- DARLINGTON, J. P. E. C. Attacks by doryline ants and termite nest defences (Hymenoptera; Formicidae; Isoptera; Termitidae). *Sociobiology (USA)*, 1985.
- DARLINGTON, J. P. E. C. Population dynamics in an African fungus-growing termite. *The Biology of Social Insects*. Westview Press, Boulder, Colorado, 1982, 54-58.
- DARLINGTON, J. P. E. C. Seasonality in mature nests of the termite *Macrotermes michaelseni* in Kenya. *Insectes sociaux*, 1986, 33.2: 168-189.
- DAVIES, Richard G., et al. Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. *Journal of Tropical Ecology*, 2003, 19.05: 509-524.
- DE LOURDES RUIZ-GOMEZ, Maria, et al. Behavioral plasticity in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with divergent coping styles: when doves become hawks. *Hormones and Behavior*, 2008, 54.4: 534-538.
- DEJEAN, A.; FÉNÉRON, R. Predatory behaviour in the ponerine ant, *Centromyrmex bequaerti*: a case of termitolesty. *Behavioural processes*, 1999, 47.2: 125-133.
- DELIGNE, J. E. A. N.; QUENNEDEY, ANDRE; BLUM, MURRAY S. The enemies and defense mechanisms of termites. *Social insects*, 1981, 2: 1-76.
- DELIGNE, J.; PASTEELS, J. M. Nest structure and soldier defence: an integrated strategy in termites. *The biology of social insects*, 1982, 288-289.
- DHANARAJAN, G. Cannibalism and necrophagy in a subterranean termite (*Reticulitermes lucifugus* var. *santonensis*). *Malay. Nat. J*, 1978, 31: 237-251.
- DINGEMANSE, Niels J., et al. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological*

Sciences, 2003, 270.1516: 741-747.

- DONOVAN, S. E.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. E. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology*, 2001, 26.4: 356-366.
- eduardi, predatory ant of European termites. In: Chemistry and biology of social
- EGGLETON, P., et al. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1996, 351.1335: 51-68.
- EGGLETON, Paul. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. In: *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer Netherlands, 2011. p. 1-26.
- EGGLETON, Paul. Global patterns of termite diversity. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer Netherlands, 2000. p. 25-51.
- EISNER, Thomas; KRISTON, Irmgard; ANESHANSLEY, Daniel J. Defensive behavior of a termite (*Nasutitermes exitiosus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1976, 1.1: 83-125.
- EMERSON, Alfred Edwards; SCHMIDT, Karl Patterson. *Geographical origins and dispersions of termite genera*. Chicago Natural History Museum, 1955.
- ENGEL, Michael S. Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98.4: 1661-1664.
- ENGEL, Michael S.; GRIMALDI, David A.; KRISHNA, Kumar. Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. *American Museum Novitates*, 2009, 1-27.
- ENGEL, Michael S.; KRISHNA, Kumar. New *Dolichorhinotermes* from Ecuador and in Mexican amber (Isoptera: Rhinotermitidae). *American Museum Novitates*, 2007, 1-8.
- EVANS, DAVID A.; BAKER, RAYMOND; HOWSE, PHILIP E. The chemical ecology of termite defence behaviour. *Chemical Ecology: Odour*

Communication in Animals: Scientific Aspects, Practical Uses and Economic Prospects. Proceedings of the Advanced Research Institute on Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam, 1979, 213-224.

- EVANS, Theodore A. Invasive termites. In: *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer Netherlands, 2011. p. 519-562.
- EVANS, Theodore A., et al. Termites assess wood size by using vibration signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102.10: 3732-3737.
- EVANS, Theodore A.; FORSCHLER, Brian T.; GRACE, J. Kenneth. Biology of invasive termites: a worldwide review. *Annual review of entomology*, 2013, 58: 455-474.
- FUJITA, A. I.; MIURA, Toru; MATSUMOTO, Tadao. Differences in cellulose digestive systems among castes in two termite lineages. *Physiological Entomology*, 2008, 33.1: 73-82.
- FUJITA, A. I.; MIURA, Toru; MATSUMOTO, Tadao. Differences in cellulose digestive systems among castes in two termite lineages. *Physiological Entomology*, 2008, 33.1: 73-82.
- FULLER, Claire A. Fungistatic activity of freshly killed termite, *Nasutitermes acajutlae*, soldiers in the Caribbean. *Journal of Insect Science*, 2007, 7.1: 14.
- FULLER, Claire A.; JEYASINGH, Punidan D.; HARRIS, Leslie W. Lack of agonism in an insular Caribbean termite, *Nasutitermes acajutlae*. *Journal of insect behavior*, 2004, 17.4: 523-532.
- GOODALL, Jane. Feeding behaviour of wild chimpanzees: a preliminary report. In: *Symp Zool Soc Lond*. 1963. p. 39-48.
- GRANDCOLAS, Philippe; DELEPORTE, Pierre. The origin of protistan symbionts in termites and cockroaches: a phylogenetic perspective. *Cladistics*, 1996, 12.1: 93-98.
- GRIFFITHS, Mervyn, et al. The diet of the spiny-anteater *Tachyglossus Aculeatus Acanthion* in tropical habitats in the northern territory. 1990.

- GRIMALDI, David; ENGEL, Michael S. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, 2005.
- HACK, Mace A. The energetics of male mating strategies in field crickets (Orthoptera: Gryllinae: Gryllidae). *Journal of Insect Behavior*, 1998, 11.6: 853-867.
- HANUS, R., et al. The ontogeny of soldiers in *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes sociaux*, 2006, 53.3: 249-257.
- HANUS, R.; ŠOBOTNÍK, J.; CIZEK, L. Egg care by termite soldiers. *Insectes sociaux*, 2005, 52.4: 357-359.
- HAVERTY, Michael I. The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography (Isoptera). *Sociobiology (USA)*, 1977.
- HAVERTY, Michael I., et al. Cuticular hydrocarbons of termites of the Hawaiian Islands. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26.5: 1167-1191.
- HAVERTY, Michael I.; THORNE, Barbara L. Agonistic behavior correlated with hydrocarbon phenotypes in dampwood termites, *Zootermopsis* (Isoptera: Termopsidae). *Journal of Insect Behavior*, 1989, 2.4: 523-543.
- HÖLLDOBLER, Bert; WILSON, Edward O. *The ants*. Harvard University Press, 1990.
- HOWARD, Ralph W.; BLOMQUIST, Gary J. ECOLOGICAL, BEHAVIORAL, AND BIOCHEMICAL ASPECTS OF INSECT HYDROCARBONS*. *Annu. Rev. Entomol.*, 2005, 50: 371-393.
- HOWARD, Ralph W.; MCDANIEL, C. A.; BLOMQUIST, Gary J. Chemical mimicry as an integrating mechanism for three termitophiles associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Psyche: A Journal of Entomology*, 1982, 89.1-2: 157-167.
- HOWARD, Ralph W.; MCDANIEL, C. A.; BLOMQUIST, Gary J. Chemical mimicry as an integrating mechanism: cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science*, 1980, 210.4468: 431-433.
- HOWSE, P. E. An investigation into the mode of action of the subgenual organ in the termite, *Zootermopsis angusticollis* Emerson, and in the cockroach,

- Periplaneta americana L. *Journal of Insect Physiology*, 1964, 10.3: 409-424.
- HOWSE, P. E. On the significance of certain oscillatory movements of termites. *Insectes sociaux*, 1965, 12.4: 335-345.
 - HRDÝ, Ivan, et al. Juvenile hormone III, hydroprene and a juvenogen as soldier caste differentiation regulators in three Reticulitermes species: potential of juvenile hormone analogues in termite control. *Pest management science*, 2006, 62.9: 848-854.
 - HUSSENER, C., et al. Variation between and within colonies in the termite: morphology, genomic DNA, and behaviour. *Molecular Ecology*, 1998, 7.8: 983-990.
- chování švába Eublaberus distanti (Blattodea: Blaberidae). Praha 2014. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie.
- IMMS, Augustus Daniel. On the structure and biology of Archotermopsis, together with descriptions of new species of intestinal protozoa, and general observations on the Isoptera. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 1920, 75-180.
- insects. Edited by H. EJaR. Munich: Verlag J. Peperny; 1987: 413.
- INWARD, Daegan JG; VOGLER, Alfred P.; EGGLETON, Paul. A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Molecular phylogenetics and evolution*, 2007b, 44.3: 953-967.
 - INWARD, Daegan; BECCALONI, George; EGGLETON, Paul. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology letters*, 2007a, 3.3: 331-335.
 - JOHNSON, J. Chadwick; SIH, Andrew. Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, Dolomedes triton. *Animal Behaviour*, 2007, 74.5: 1131-1138.
 - JOHNSON, Susan E., et al. Morphology and gonad development of normal soldiers and reproductive soldiers of the termite Zootermopsis nevadensis nevadensis (Isoptera, Archotermopsidae). *ZooKeys*, 2011, 148: 15.

- JONES, R. J. Expansion of the nest of *Nasutitermes costalis*. *Insectes Sociaux*, 1979, 26.4: 322-342.
- JONES, R. J. Gallery construction by *Nasutitermes costalis*: Polyethism and the behavior of individuals. *Insectes Sociaux*, 1980, 27.1: 5-28.
- JOUQUET, Pascal, et al. Soil invertebrates as ecosystem engineers: intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology*, 2006, 32.2: 153-164.
- KAIB, Manfred, et al. Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of chemical ecology*, 2004, 30.2: 365-385.
- KETTLER, R.; LEUTHOLD, R. H. Inter-and intraspecific alarm response in the termite *Macrotermes subhyalinus* (Rambur). *Insectes sociaux*, 1995, 42.2: 145-156.
- KIRCHNER, W. H.; MINKLEY, N. Nestmate discrimination in the harvester termite *Hodotermes mossambicus*. *Insectes sociaux*, 2003, 50.3: 222-225.
- KIRCHNER, Wolfgang H.; BROECKER, Ingrid; TAUTZ, JÜRGEN. Vibrational alarm communication in the damp-wood termite *Zootermopsis nevadensis*. *Physiological Entomology*, 1994, 19.3: 187-190.
- KORB, Judith; HARTFELDER, Klaus. Life history and development-a framework for understanding developmental plasticity in lower termites. *Biological Reviews*, 2008, 83.3: 295-313.
- KORB, Judith. Workers of a drywood termite do not work. *Front Zool*, 2007, 4.7.
- KORTET, Raine; HEDRICK, A. N. N. A behavioural syndrome in the field cricket *Gryllus integer*: intrasexual aggression is correlated with activity in a novel environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2007, 91.3: 475-482.
- KOTYK, Michael. Experimentální ověření funkce křídel v reprodukčním
- KRISHNA, Kumar, et al. Treatise on the Isoptera of the World: VOLUME 1 Introduction. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2013, 377.4: 1-200.

- KRISTON, I.; WATSON, J. A. L.; EISNER, T. Non-combative behaviour of large soldiers of *Nasutitermes exitiosus* (Hill): An analytical study. *Insectes Sociaux*, 1977, 24.1: 103-111.
- LEGENDRE, Frédéric, et al. The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2008, 48.2: 615-627.
- LELIS, A. T.; EVERAERTS, C. Effects of juvenile hormone analogues upon soldier differentiation in the termite *Reticulitermes santonensis* (Rhinotermitidae, Heterotermitinae). *Journal of Morphology*, 1993, 217.2: 239-261.
- LEMAIRE M, Clément J-LA, Lange C, Lefebvre J: Chemical mimicry of *Hypoconer*
- LEPAGE, M. Predation on the termite *Macrotermes michaelsoni* reproductives and post settlement survival in the field (Isoptera: Macrotermitinae). *Sociobiology*, 1991, 18.2: 153-166.
- LEPONCE, Maurice; ROISIN, Yves; PASTEELS, Jacques M. Intraspecific interactions in a community of arboreal nesting termites (Isoptera: Termitidae). *Journal of insect behavior*, 1996, 9.5: 799-817.
- LEVINGS, S. C., and Adams, E. S. 1984. Intraspecific and interspecific territoriality in *Nasutitermes*
- LEVINGS, Sally C.; ADAMS, Eldridge S. Intra-and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in a Panamanian mangrove forest. *The Journal of Animal Ecology*, 1984, 705-714.
- LIMA, Albertina P., et al. Effect of selective logging intensity on two termite species of the genus *Syntermes* in Central Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 2000, 137.1: 151-154.
- LO, Nathan, et al. Save Isoptera: A comment on Inward et al. *Biology letters*, 2007, 3.5: 562-563.
- LOTT, Dale F. *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates*.

Cambridge University Press, 1991.

- LUBIN, Yael D.; MONTGOMERY, G. Gene. Defenses of *Nasutitermes* termites (Isoptera, Termitidae) against *Tamandua* anteaters (Edentata, Myrmecophagidae). *Biotropica*, 1981, 66-76.
- MAHER, Christine R.; BURGER, Joseph Robert. Intraspecific variation in space use, group size, and mating systems of caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy*, 2011, 92.1: 54-64.
- MARTINEZ-DELCLOS, Xavier; MARTINELL, Jordi. The oldest known record of social insects. *Journal of Paleontology*, 1995, 594-599.
- MASCHWITZ U, Jander R, Burkhardt D: Wehrsubstanzen und Wehrverhalten der Termiten *Macrotermes carbonarius*. *Insect Physiol* 1972, 18:1715-1720. *MaterOrg* 1976, 12(2):112-140.
- MATSUURA, K.; NISHIDA, T. Colony fusion in a termite: What makes the society "open"? *Insectes sociaux*, 2001, 48.4: 378-383.
- MATSUURA, Kenji. Nestmate recognition mediated by intestinal bacteria in a termite, *Reticulitermes speratus*. *Oikos*, 2001, 20-26.
- MCMAHAN, Elizabeth A. Mound repair and foraging polyethism in workers of *Nasutitermes exitiosus* (Hill): (Isoptera: Termitidae). *Insectes sociaux*, 1977, 24.2: 225-232.
- MILL, A. E. Exploding termites--an unusual defensive behaviour. *Entomologists' monthly magazine*, 1984.
- MILL, A. E. *Foraging and defensive behaviour in neotropical termites*. 1982. PhD Thesis. University of Southampton.
- MILLER, Elwood Morton. *The Problem of Castes and Caste Differentiation in *Prorhinotermes simplex* (Hagen) (Isoptera)*. 1941. PhD Thesis. University of Chicago, Department of Zoology.
- MILLER, L. R. *Invasitermes*, a new genus of soldierless termites from northern Australia (Isoptera: Termitidae). *Australian Journal of Entomology*, 1984, 23.1: 33-37.
- MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Foraging organization of the open-air

processional lichenfeeding termite *Hospitalitermes* (Isoptera, Termitidae) in Borneo. *Insectes Sociaux*, 1998, 45.1: 17-32.

- MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Worker polymorphism and division of labor in the foraging behavior of the black marching termite *Hospitalitermes medioflavus*, on Borneo Island. *Naturwissenschaften*, 1995, 82.12: 564-567.
- MIURA, Toru; MATSUMOTO, Tadao. Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). *Journal of Insect Behavior*, 1998, 11.2: 179-189.
- MULLER, H.; KORB, J. Male or female soldiers? An evaluation of several factors which may influence soldier sex ratio in lower termites. *Insectes sociaux*, 2008, 55.3: 213-219.
- MULLER, H.; KORB, J. Male or female soldiers? An evaluation of several factors which may influence soldier sex ratio in lower termites. *Insectes sociaux*, 2008, 55.3: 213-219.
- MYLES, Timothy G., et al. Review of secondary reproduction in termites (Insecta: Isoptera) with comments on its role in termite ecology and social evolution. *Sociobiology*, 1999, 33.1: 1-43.
- NALEPA, C. A.; LENZ, M. The ootheca of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae): homology with cockroach oothecae. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2000, 267.1454: 1809-1813.
- NEL, J. J. C. Aggressive behaviour of the harvester termites *Hodotermes mossambicus* (Hagen) and *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt). *Insectes sociaux*, 1968, 15.2: 145-156.
- NIJHOUT, H. Frederik; WHEELER, Diana E. Juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphisms. *Quarterly Review of Biology*, 1982, 109-133.
- NOBRE, T.; EGGLETON, P.; AANEN, D. K. Vertical transmission as the key to the colonization of Madagascar by fungus-growing termites?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2009, rspb20091373.

- NOIROT, C. H.; PASTEELS, J. M. Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. *Experientia*, 1987, 43.8: 851-860.
- NOIROT, Crl. Glands and secretions. *Biology of termites*, 1969, 1: 89-123.
- NOIROT, Charles; DARLINGTON, Johanna PEC. Termite nests: architecture, regulation and defence. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer Netherlands, 2000. p. 121-139.
- NOIROT, Charles; QUENNEDEY, Andre. Fine structure of insect epidermal glands. *Annual review of entomology*, 1974, 19.1: 61-80.
- NOIROT, Charles. Evolution of polymorphism in Isoptera: developmental and environmental. In: *Proceedings 11th international congress IUSI. Oxford & IBI Publ, Co, Bangalore*. 1990. p. 333-334.
- NOIROT, Charles. Evolution of polymorphism in Isoptera: developmental and environmental. In: *Proceedings 11th international congress IUSI. Oxford & IBI Publ, Co, Bangalore*. 1990. p. 333-334.
- OHKUMA, Moriya; BRUNE, Andreas. Diversity, structure, and evolution of the termite gut microbial community. In: *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer Netherlands, 2011. p. 413-438.
- OKOT-KOTBER, B. M. Instars and polymorphism of castes in *Macrotermes michaelsoni* (Isoptera, Macrotermitinae). *Insectes Sociaux*, 1981, 28.3: 233-246.
- PAJANI, H. R.; ARORA, C. B. Polymorphism and polyethism in *Coptotermes heimi* (Rhinotermitidae: Isoptera). *Social Insects and the Environment*, 1990, 337-338.
- PARMENTIER, Dominique; ROISIN, Yves. Caste morphology and development in *Termitogeton* nr. *planus* (Insecta, Isoptera, Rhinotermitidae). *Journal of morphology*, 2003, 255.1: 69-79.
- PEARCE, Michael John, et al. *Termites: biology and pest management*. Cab International, 1997.
- PISKORSKI, Rafal, et al. Nitroalkenes and sesquiterpene hydrocarbons from the frontal gland of three *Prorethra* termite species. *Journal of chemical ecology*, 2007, 33.9: 1787-1794.

- PLASMAN, Valérie, et al. New macrolactones from the defensive salivary secretion of soldiers of the African termite *Pseudacanthotermes spiniger*. *Tetrahedron letters*, 1999, 40.52: 9229-9232.
- PRESTWICH, G. D. Defense mechanisms of termites. *Annual review of entomology*, 1984, 29.1: 201-232.
- PRESTWICH, Glenn D.; COLLINS, Margaret S. Chemical defense secretions of the termite soldiers of *Acorhinotermes* and *Rhinotermes* (Isoptera, Rhinotermitinae). *Journal of chemical ecology*, 1982, 8.1: 147-161.
- PRUITT, Jonathan N., et al. Amazonian social spiders share similar within-colony behavioural variation and behavioural syndromes. *Animal Behaviour*, 2011, 82.6: 1449-1455.
- PRUITT, Jonathan N.; RIECHERT, Susan E. The ecological consequences of temperament in spiders. *Curr Zool*, 2012, 58.8.
- QUENNEDEY, André; DELIGNE, Jean. L'arme frontale des soldats de termites. I. *Rhinotermitidae*. *Insectes sociaux*, 1975, 22.3: 243-267.
- QUENNEDEY, Andre. Morphology and ultrastructure of termite defense glands. *Defensive mechanisms in social insects*, 1984, 151-200.
- RÉALE, Denis, et al. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365.1560: 4051-4063.
- REDFORD, Kent H.; DOREA, Jose G. The nutritional value of invertebrates with emphasis on ants and termites as food for mammals. *Journal of Zoology*, 1984, 203.3: 385-395.
- REINHARD, J.; HERTEL, H.; KAIB, M. Systematic search for food in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes sociaux*, 1997, 44.2: 147-158.
- ROBINSON, Gene E. Regulation of division of labor in insect societies. *Annual review of entomology*, 1992, 37.1: 637-665.
- ROHR, David M., et al. Oldest termite nest from the Upper Cretaceous of west Texas. *Geology*, 1986, 14.1: 87-88.

- RÖHRIG, A.; KIRCHNER, W. H.; LEUTHOLD, R. H. Vibrational alarm communication in the African fungus-growing termite genus *Macrotermes* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 1999, 46.1: 71-77.
- ROISIN, Yves, et al. Caste-dependent reactions to soldier defensive secretion and chiral alarm/recruitment pheromone in *Nasutitermes princeps*. *Journal of chemical ecology*, 1990, 16.10: 2865-2875.
- ROISIN, Yves; KORB, Judith. Social organisation and the status of workers in termites. In: *Biology of termites: A modern synthesis*. Springer Netherlands, 2011. p. 133-164.
- ROISIN, Yves. Diversity and evolution of caste patterns. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer Netherlands, 2000. p. 95-119.
- ROISIN, Yves. Morphology, development and evolutionary significance of the working stages in the caste system of *Prorethra* (Insecta, Isoptera). *Zoomorphology*, 1988, 107.6: 339-347.
- ROONWAL, M. L. SEX-RATIOS AND SEXUAL DIMORPHISM IN TERMITES. *Journal of Scientific & Industrial Research*, 1975, 34.7: 402-416.
- ROSENGAUS, R. B.; TRANIELLO, J. F. A. Pathobiology and disease transmission in dampwood termites [*Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termitidae)] infected with the fungus *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hypomycetes). *Sociobiology*, 1997, 30.2: 185-195.
- ROSENGAUS, Rebeca B.; LEFEBVRE, Michele L.; TRANIELLO, James FA. Inhibition of fungal spore germination by *Nasutitermes*: evidence for a possible antiseptic role of soldier defensive secretions. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26.1: 21-39.
- ROULAND-LEFÈVRE, Corinne; INOUE, Tetsushi; JOHJIMA, Toru. Termitomyces/termite interactions. In: *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates*. Springer Berlin Heidelberg, 2006. p. 335-350.
- ROULAND-LEFÈVRE, Corinne. Termites as pests of agriculture. In: *Biology of Termites: a Modern Synthesis*. Springer Netherlands, 2011. p. 499-517.
- ROUX, E. A.; KORB, J. Evolution of eusociality and the soldier caste in

termites: a validation of the intrinsic benefit hypothesis. *Journal of evolutionary biology*, 2004, 17.4: 869-875.

- ROUX, Estelle A.; ROUX, Maurice; KORB, Judith. Selection on defensive traits in a sterile caste–caste evolution: a mechanism to overcome life-history trade-offs?. *Evolution & development*, 2009, 11.1: 80-87.
- RUPE, Thomas; ROISIN, Yves. Coming out of the woods: do termites need a specialized worker caste to search for new food sources?. *Naturwissenschaften*, 2008, 95.9: 811-819.
- SANDS, W. A. Agonistic behavior of African soldierless Apicotermittinae (Isoptera: Termitidae)[*Allyscotermes kilimandjaricus*; Kenya]. *Sociobiology*, 1982.
- SANDS, W. A. Agonistic behavior of African soldierless Apicotermittinae (Isoptera: Termitidae)[*Allyscotermes kilimandjaricus*; Kenya]. *Sociobiology*, 1982.
- SEID, Marc A.; SCHEFFRAHN, Rudolf H.; NIVEN, Jeremy E. The rapid mandible strike of a termite soldier. *Current Biology*, 2008, 18.22: R1049-R1050.
- SHELLMAN-REEVE, JANET S. The spectrum of eusociality in termites. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*, 1997, 52-93.
- SHEPPE, Walter. Invertebrate predation on termites of the African savanna. *Insectes Sociaux*, 1970, 17.3: 205-218.
- SCHEDEL, A., et al. Polyethism during foraging in *Schedorhinotermes lamanianus* in unprotected areas: The role of exocrine glands. *Chemistry and biology of social insects*, 1987, 416.
- SCHEFFRAHN, Rudolf H., et al. Cuban Subterranean Termite (proposed), Florida Dampwood Termite (old unofficial name), *Prorhinotermes simplex* (Hagen)(Insecta: Isoptera: Rhinotermitidae).
- SCHOLTZ, Olivia I.; MACLEOD, Norman; EGGLETON, Paul. Termite soldier defence strategies: a reassessment of Prestwich's classification and an examination of the evolution of defence morphology using extended eigenshape

- analyses of head morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2008, 153.4: 631-650.
- SIH, Andrew; BELL, Alison; JOHNSON, J. Chadwick. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology & evolution*, 2004, 19.7: 372-378.
 - SILLAM-DUSSÈS, David, et al. Comparative study of the labial gland secretion in termites (Isoptera). *PloS one*, 2012, 7.10.
 - SONG, Dunlun; HU, Xing Ping; SU, Nan-Yao. Survivorship, cannibalism, body weight loss, necrophagy, and entombment in laboratory groups of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* under starvation (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 2006, 47.1: 27-39.
 - SPANTON, S. G.; PRESTWICH, G. D. Chemical self-defense by termite workers: prevention of autotoxication in two rhinotermitids. *Science*, 1981, 214.4527: 1363-1365.
 - SPRINGHETTI, Antonio; AMORELLI, Maurizio. Competitive behavior between two species of Isoptera: *Kalotermes flavicollis* (Kalotermitidae) and *Reticulitermes lucifungus* (Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 1982.
 - STUART, A. M. Preliminary studies on the significance of head-banging movements in termites with special reference to *Zootermopsis angusticollis* (Hagen)(Isoptera: Hodotermitidae). *Sociobiology (USA)*, 1988.
 - STUART, A. M. Studies on the communication of alarm in the termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen), Isoptera. *Physiological Zoology*, 1963, 85-96.
 - SU, Nan-Yao; HAVERTY, Michael I. Agonistic behavior among colonies of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae), from Florida and Hawaii: Lack of correlation with cuticular hydrocarbon composition. *Journal of Insect Behavior*, 1991, 4.1: 115-128.
 - SU, Nan-Yao; LAFAGE, Jeffery P. Effects of starvation on survival and maintenance of soldier proportion in laboratory groups of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae).

Annals of the Entomological Society of America, 1986, 79.2: 312-316.

- SU, Nan-Yao; SCHEFFRAHN, Rudolf H. Termites as pests of buildings. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer Netherlands, 2000. p. 437-453.
- SWEENEY, Kayla, et al. Assessing the effects of rearing environment, natural selection, and developmental stage on the emergence of a behavioral syndrome. *Ethology*, 2013, 119.5: 436-447.
- ŠOBOTNÍK, J.; WEYDA, F. Ultrastructural ontogeny of the labial gland apparatus in termite *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Arthropod structure & development*, 2003, 31.4: 255-270.
- ŠOBOTNÍK, Jan, et al. (E, E)- α -Farnesene, an Alarm Pheromone of the Termite *Prorhinotermes canalifrons*. *Journal of chemical ecology*, 2008a, 34.4: 478-486.
- ŠOBOTNÍK, Jan, et al. Explosive backpacks in old termite workers. *Science*, 2012, 337.6093: 436-436.
- ŠOBOTNÍK, Jan, et al. Not only soldiers have weapons: evolution of the frontal gland in imagoes of the termite families Rhinotermitidae and Serritermitidae. *PloS one*, 2010a, 5.12: e15761.
- ŠOBOTNÍK, JAN, et al. Structure and function of defensive glands in soldiers of *Glossotermes oculatus* (Isoptera: Serritermitidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010b, 99.4: 839-848.
- ŠOBOTNÍK, Jan, et al. The frontal gland in workers of Neotropical soldierless termites. *Naturwissenschaften*, 2010d, 97.5: 495-503.
- ŠOBOTNÍK, Jan, et al. Ultrastructure of the frontal gland in *Prorhinotermes simplex* (Isoptera: Rhinotermitidae) and quantity of the defensive substance. *EJE*, 2013, 101.1: 153-163.
- ŠOBOTNÍK, Jan; HANUS, Robert; ROISIN, Yves. Agonistic behavior of the termite *Prorhinotermes canalifrons* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of insect behavior*, 2008b, 21.6: 521-534.
- ŠOBOTNÍK, Jan; JIROŠOVÁ, Anna; HANUS, Robert. Chemical warfare in termites. *Journal of Insect Physiology*, 2010c, 56.9: 1012-1021.

- ŠTYS, P.; ŠOBOTNÍK, J. Comments on classifications of insect ontogenies, and occurrence of proneometabolous wing development in termite genus *Prorhinotermes* (Hexapoda: Isoptera). *Acta Soc. Zool. Bohem*, 1999, 63: 483-492.
- TAKAHASHI, Shozo; GASSA, Ahdin. Roles of cuticular hydrocarbons in intra- and interspecific recognition behavior of two Rhinotermitidae species. *Journal of chemical ecology*, 1995, 21.11: 1837-1845.
- THOMPSON, Caroline Burling; SNYDER, Thomas Elliott. The 'third form,' the wingless reproductive type of termites: *Reticulitermes* and *Prorhinotermes*. *Journal of Morphology*, 1920, 34.3: 590-633.
- THORNE, B. L. Termite terminology. *Sociobiology*, 1996, 28.3: 253-263.
- THORNE, B. L., et al. A review of intercolony, intraspecific and interspecific agonism in termites. 1991.
- THORNE, Barbara L. Termite-termite interactions: workers as an agonistic caste. *Psyche: A Journal of Entomology*, 1982, 89.1-2: 133-150.
- THORNE, Barbara L.; BREISCH, Nancy L.; MUSCEDERE, Mario L. Evolution of eusociality and the soldier caste in termites: influence of intraspecific competition and accelerated inheritance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2003, 100.22: 12808-12813.
- THORNE, BARBARA L.; CARPENTER, JAMES M. Phylogeny of the Dictyoptera. *Systematic Entomology*, 1992, 17.3: 253-268.
- FUJITA, A. I.; MIURA, Toru; MATSUMOTO, Tadao. Differences in cellulose digestive systems among castes in two termite lineages. *Physiological Entomology*, 2008, 33.1: 73-82.
- TOKUDA, Gaku; SAITO, Hitoshi; WATANABE, Hirofumi. A digestive β -glucosidase from the salivary glands of the termite, *Neotermes kosshunensis* (Shiraki): distribution, characterization and isolation of its precursor cDNA by 5'-and 3'-RACE amplifications with degenerate primers. *Insect biochemistry and molecular biology*, 2002, 32.12: 1681-1689.
- TOKUDA, Gaku; WATANABE, Hirofumi. Hidden cellulases in termites:

revision of an old hypothesis. *Biology Letters*, 2007, 3.3: 336-339.

- TRANIELLO, James FA; LEUTHOLD, Reinhard H. Behavior and ecology of foraging in termites. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer Netherlands, 2000. p. 141-168.
- TRANIELLO, James FA. Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1981, 78.3: 1976-1979.
- VERBEEK, Monica EM; DRENT, Piet J.; WIEPKEMA, Piet R. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, 1994, 48.5: 1113-1121.
- WALLER, D. A.; LA FAGE, J. P. Environmental influence on soldier differentiation in *Coptotermes formosanus* Shiraki (Rhinotermitidae). *Insectes sociaux*, 1988, 35.2: 144-152.
- WALLER, D. A.; LA FAGE, J. P. Nutritional ecology of termites. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, and Spiders*, 1987, 487-532.
- WARE, Jessica L.; GRIMALDI, David A.; ENGEL, Michael S. The effects of fossil placement and calibration on divergence times and rates: an example from the termites (Insecta: Isoptera). *Arthropod structure & development*, 2010, 39.2: 204-219.
- WATANABE, Dai, et al. Social interactions affecting caste development through physiological actions in termites. *Frontiers in physiology*, 2014, 5.
- WATANABE, Hirofumi; TOKUDA, Gaku. Cellulolytic systems in insects. *Annual review of entomology*, 2010, 55: 609-632.
- GOODISMAN, Michael AD; CROZIER, Ross H. Population and colony genetic structure of the primitive termite *Mastotermes darwiniensis*. *Evolution*, 2002, 56.1: 70-83.
- WATSON, J. A. L. *Schedorhinotermes derosus*, a harvester termite in northern Australia (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux*, 1969, 16.3: 173-178.
- WATSON, J. A. L.; ABBEY, H. M. Seasonal cycles in *Nasutitermes exitiosus* (Hill)(Isoptera: Termitidae). II. Nest temperature. *Sociobiology*, 1986, 11.3.
- WATSON, J. A. L.; MCMAHAN, Elizabeth A. Polyethism in the Australian

harvester Termite *Drepanotermes* (Isoptera, Termitinae). *Insectes Sociaux*, 1978, 25.1: 53-62.

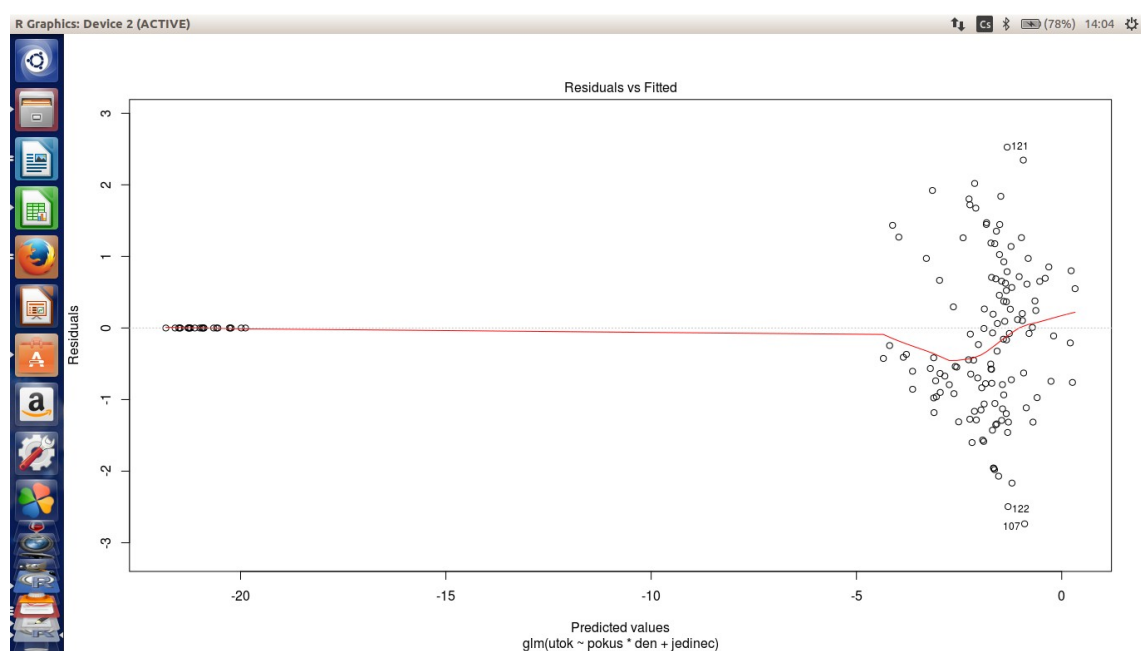
- WILLIAMS RMC: The ecology and physiology of structural wood destroying Isoptera.
- WILSON, David S., et al. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): an ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*, 1993, 107.3: 250.
- WILSON, Edward O. Social insects as dominant organisms. In: *First European Congress of Social Insects, Leuven (Belgium), 19-22 Aug 1991*. Leuven University Press, 1992.
- WILSON, Edward O.; HÖLLDOBLER, Bert. Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102.38: 13367-13371.
- WOLF, Max; WEISSING, Franz J. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27.8: 452-461.
- WOOD, William F.; TRUCKENBRODT, W.; MEINWALD, J. Chemistry of the defensive secretion from the African termite *Odontotermes badius*. *Annals of the Entomological Society of America*, 1975, 68.2: 359-360.
- ZRZAVÝ, Jan. Four chapters about the monophyly of insect 'orders': A review of recent phylogenetic contributions. *Acta Entomol Musei Nat Pragae*, 2008, 48: 217-232.

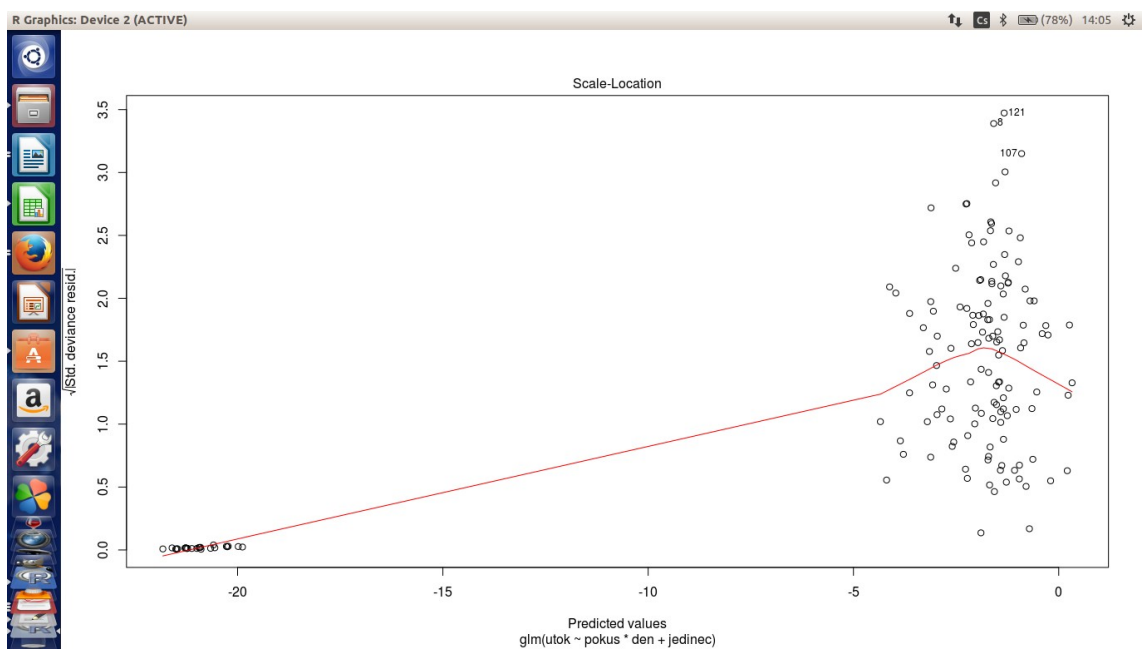
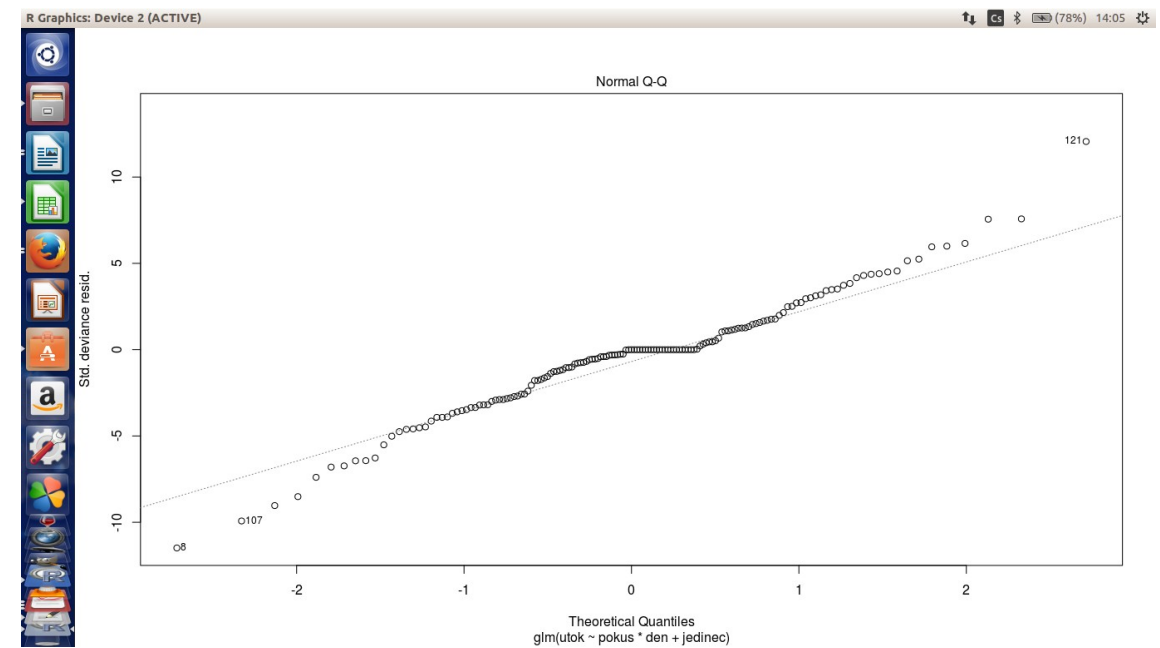
7. Přílohy

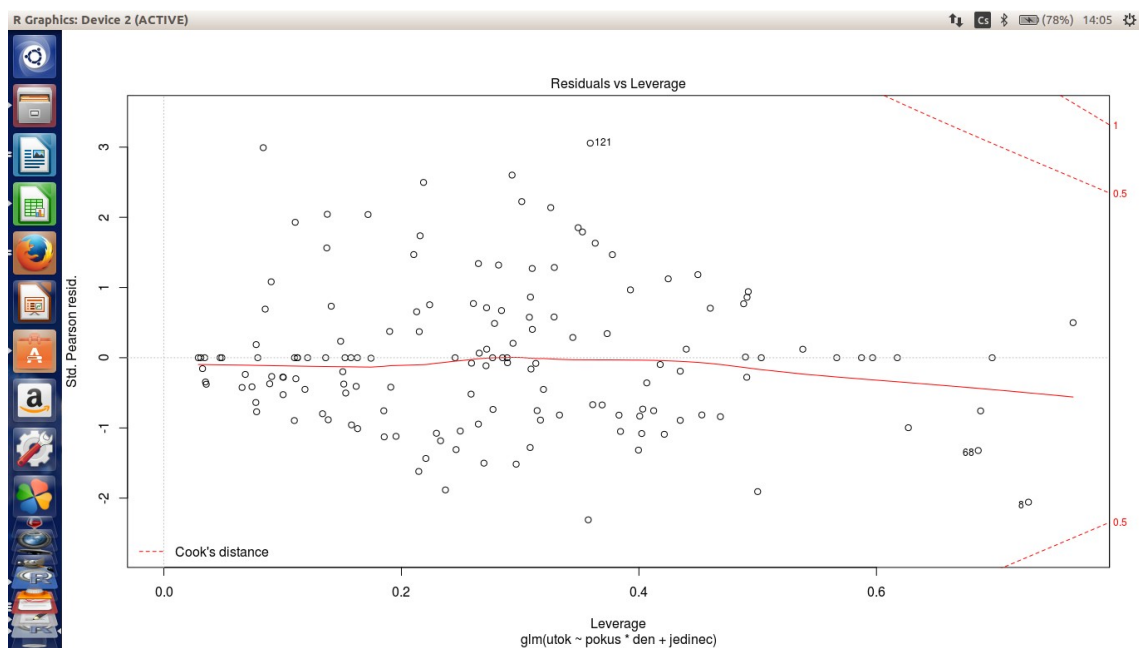
Tabulku se základními daty přikládám externě – kdybych její formát převáděl na stránku, působila by nevzhledně.

Velice rád bych se podělil o videa, ale zabírají neskutečně mnoho místa. Pro zájemce mohu nabídnout na požádání jejich promítnutí. (samotná velikost jednoho videa se pohybuje kolem dvou GB).

Diagnostické grafy k lineárnímu modelu týkající se útoků:







Výsledky lineárního modelu s jedincem jako faktorem jsou také ve zvláštních souborech.

V příloze také přikládám tabulku základních dat upravenou pro účely analýzy dat.